ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

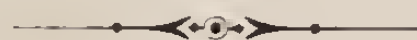
VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



SECHSTER BAND

MIT 53 TEXTFIGUREN UND 36 TAFELN



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1911

Inhalt des sechsten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben am 20. Dezember 1910

Zweites Heft

Ausgegeben am 21. Februar 1911

Drittes Heft

Ausgegeben am 9. Mai 1911

Viertes Heft

Ausgegeben am 4. Juli 1911

Referate:

Die Ausbildung der Tetrade im Ei von Ascaris megalocephala univalens.

Von

Rudolf Blanckertz.

(Aus dem Zoologischen Institut in München.)

Mit Tafel I—II.

I. Die Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen über Entwicklung und Bau der Ascaris-Tetrade.

a) Zusammenstellung der objektiven Befunde.

Man hat schon oft festzustellen gesucht, wie die Tetrade bei *Ascaris megalocephala* entsteht, ohne daß die Literatur auch nur eine einigermaßen lückenlose und durch die Klarheit der Bilder überzeugende Darstellung aufwiese. Eine erneute Untersuchung dieses Vorganges schien deshalb wünschenswert, umsomehr, als die bisher vorliegenden Arbeiten auch aus dem Grunde kaum geeignet sind, eine wirkliche Einsicht in den Verlauf der Tetradenentwicklung zu eröffnen, weil sich die Angaben der Autoren vielfach diametral gegenüberstehen. Eine kurze, nach stofflichen Gesichtspunkten geordnete Übersicht über die bisherigen Forschungsergebnisse soll den gegenwärtigen Stand der Frage klarlegen.

In der Prophase der ersten Spermatocytenteilung findet Bonnevie bei *A. megalocephala bivalens* zwei »langfadenförmige Chromosomen« »mit verfrühtem Längsspalt«, die, nachdem sie kürzer und dicker geworden sind, »eine zweite Längsteilung« erfahren.

Erfolgt der zweite Längsspalt nach Bonnevie in der späten Prophase, — über den Zeitpunkt des »verfrühten Längsspaltes« sagt sie nichts — so will Brauer beide unmittelbar nacheinander verlaufende Teilungen in einem Stadium gesehen haben, wo das Chromatin noch in Form isolierter Körner auf einem langen, verschlungenen Faden angeordnet ist. Durch Kontraktion und Querteilung des doppelt gespaltenen Chromatinfadens entstehen die zwei Tetraden.

K. C. Schneider gibt zwar von der frühen Prophase ähnliche Bilder, stellt aber den Vorgang ganz anders dar. Er läßt die Tetraden entstehen

durch Parallelkonjugation je zweier »Miten«. In früher Prophase sieht er, wie jede »Mite« wiederum durch Parallelkonjugation aus vier »Elementarmiten« gebildet wird, das Spirem erscheint also, ähnlich wie bei Brauer aus vierteiligen Fäden zusammengesetzt. Zur Erklärung der seltsamen Terminologie sei gesagt, daß nach Schneider jedes Keimzellenchromosom (= Mite) aus vier Elementarmiten besteht.

Auch Sabaschnikoff läßt das von vornherein kurze, gedrungene Spirem durch Aneinanderlegen von Chromatinteilen entstehen. Je vier kleine Chromatinkugeln sollen sich zu Microtetraden verbinden, die sich hintereinanderlegen und so ein Spirem bilden, das sich später querteilt.

Tretjakoff (1905 b) beschreibt in Spermatocyten von A. *megalocephala univ.*, die kurz vor ihrer Teilung stehen, zwei längsgespaltene, sich in der Mitte eng berührende Chromatinfäden, während O. Hertwig bei demselben Objekt »vier gekrümmte, an den Enden kolbig angeschwollene Chromatinfäden« vorfindet, »die sich in ihrer Mitte kreuzen und an der Kreuzungsstelle durch eine dichtere Ansammlung von Linin fester verbunden sind«. Das so zusammengesetzte Gebilde scheint ihm einer Ophiure vergleichbar, bei der auch von einer Centralscheibe (= Kreuzungsstelle) radiär gestellte Arme ausgehen.

Andre Autoren schildern Eigentümlichkeiten im Bau der fertigen Tetrade, die nach ihrer Meinung geeignet sind, einen Einblick in deren Entwicklungsgeschichte zu eröffnen.

Boveri (1904) beobachtet in einer Reihe von Tetraden zwei lange und zwei kurze Stäbchen.

Auch nach Tretjakoff (1905 a) besteht die Tetrade aus zwei Chromosomenpaaren: denn in der späten Prophase der I. Oocytenteilung findet er, daß die Enden je zweier Tetradenchromosomen sich einander nähern, ja sich eng berühren, und diese Lage auch dann nicht aufgeben, wenn die Chromosomen sich in mannigfacher Weise krümmen. Montgomery kann zwischen den Chromosomen einer Tetrade keine regelmäßigen Differenzen feststellen, behauptet indes, daß bei *A. megalocephala biv.* eine lange und eine kurze Tetrade in die Spindel einträten. In vollkommener Übereinstimmung damit bildet er zahlreiche Äquatorialplatten von Furchungszellen ab mit einem Paar langen und einem Paar kurzen Chromosomen.

b) Übersicht über die verschiedenen Deutungen.

Da schon die objektiven Angaben über die Tetradenentwicklung ganz verschieden lauten, so ist es nicht erstaunlich, daß sich bei der

Deutung dieses Vorganges die größten Gegensätze herausstellen. — Will man das Wesen der Reifeteilungen verstehen, so muß man darüber im klaren sein, wie die Chromosomen der Tetrade von den in den Keimzellen auftretenden abzuleiten sind.

Boveri (1890) nahm ursprünglich an, daß zwei Oogonienchromosomen atrophieren, während die beiden andern unverändert in die Prophase eintreten.

O. Hertwig, Brauer und Bonnevie stellen sich dagegen vor, daß je zwei der Keimzellenchromosomen miteinander verschmelzen — nach Brauer infolge unterdrückter Querteilung des Spirems —, so daß auf diese Weise nur zwei Chromatinfäden in der Prophase erscheinen. Darin aber stimmen alle diese Autoren überein, daß die Tetraden durch doppelte Längsspaltung der beiden Chromatinfäden entstehen und somit beide Reifeteilungen gewöhnliche Äquationsteilungen sind.

Ganz im Gegensatz hierzu sind für Sabaschnikoff beide Oocytenteilungen reduktionell, über das Verhältnis von Keimzell- zu Tetraden-Chromosomen sagt indes er nichts aus.

Inzwischen hatte sich durch das Studium andrer Objekte die Meinung herausgebildet, daß von den Reifeteilungen eine reduktionell, die andre äquationell verlaufe. So beschrieb Henking bei *Pyrrhocoris*, die Chromosomen träten in der Normalzahl in die Prophase I ein, dann erfolge Konjugation von je zwei Chromosomen und endlich Längsspalt der Konjuganten. Rückert schilderte ganz ähnlich die Verhältnisse bei *Pristiuris*, nur daß bei diesem der Längsspalt vor der Konjugation eintritt. Dementsprechend müssen bei einer der Reifeteilungen ganze Chromosomen entfernt werden. Auf G und dieser Untersuchungsergebnisse interpretieren beide Autoren die Verhältnisse bei *Ascaris*; sie lassen die Tetrade entstehen durch Parallelkonjugation zweier sich längsspaltender Keimzellchromosomen.

Die geschilderte Vorstellung vom Wesen der Reifeteilungen hatte auf Grund zahlreicher Untersuchungen immer mehr Anklang gefunden, so daß man glaubte, sie bei allen Tieren nachweisen zu müssen. Nur so kann ich es mir erklären, daß die Henking-Rückertsche Interpretation neuerdings von Boveri (1904), Tretjakoff und Montgomery auf Grund der geschilderten Eigentümlichkeiten im Bau fertiger Tetraden mit Entschiedenheit wieder aufgenommen wurde, obgleich der Widerspruch in den Angaben die beiden letztgenannten Autoren zur Vorsicht hätte mahnen sollen.

Durch das Referat von Grégoire (1910) wurde ich mit der Arbeit von Griggs bekannt, die in einer mir nicht zugänglichen Zeitschrift er-

schienen ist. Zwei in der Prophase auftretende Pachytänfäden spalten sich längs und krümmen sich dann hufeisenförmig. Durch einen Querspalt entstehen die Tetraden; die Reifeteilungen verlaufen heterohomöotypisch.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen werden mich nicht veranlassen, eine Deutung der Reifeteilungen vorzuschlagen. Eine solche wird meines Erachtens erst dann am Platze sein, wenn einmal die gesamten Vorgänge in der Keimbahn genau bekannt sein werden. Die vorliegende Arbeit beschränkt sich aber auf die Untersuchung des Verhaltens der chromatischen Substanz während der Prophase der ersten Reifeteilung bei *Ascaris megalocephala univalens* ♀, unter Ausschluß der synaptischen Vorgänge.

II. Eigene Untersuchung über die Entwicklung der Ascaris-Tetrade.

a) Methodik.

Unmittelbar nach der Entnahme aus dem Pferdedarm wurden die Tiere aufgeschnitten, die Eischläuche herausgenommen und fixiert. Verwandt wurde hierzu: Sublimat-Eisessig, Sublimat-Alkohol-Eisessig (nach Tretjakoff, 1905 a): Gemische nach Carnoy. Zenker und Flemming. Der Zusatz von Eisessig schwankte zwischen 10 und 20 %. Regelmäßige Unterschiede in der Fixierung wurden von den verschiedenen Flüssigkeiten nicht hervorgerufen; nur ein Zusatz von weniger als 10% Eisessig erwies sich stets für die Erhaltung des Chromatins als ungünstig. Die Fixierung ist äußerst launenhaft.

Gefärbt wurde mit Boraxkarmin und Hämatoxylin nach Delafield. Mittels Magenta-Picroindigokarmin erzielt man schöne Bilder, wenn nicht, wie fast immer, die Färbung mißlingt, indem Chromatin grün, Plastin leuchtend rot gefärbt wird.

Eisenhämatoxylin, besonders wenn es ausschließlich verwandt wird, kann zu den gröbsten Irrtümern Anlaß geben.

b) Darstellung meiner Befunde.

Das Keimbläschen.

Während die Eizelle heranwächst, befindet sich ihr Kern in einem scheinbaren Ruhezustand. — Vergleiche die Abbildung einer jungen (Fig. 26) mit der einer alten Oocyte (Fig. 1, 2). — Den Kernraum erfüllt ein Netzwerk, das zwei Nucleolen umschließt. Der eine, der bei Mag. Picroind.-Färbung ebenso wie das Netzwerk einen grünen Ton annimmt,

dürfte als Plastinnucleolus, der andre, sich rot färbende Körper, als zusammengedrängtes Chromatin — als Chromatinnucleolus, wenn man will — angesprochen werden.

Das Netzwerk zeigt an seinen Knotenpunkten Anschwellungen, bei günstigen Präparaten kann man sogar an diesen Stellen runde Körper wahrnehmen, die sich von der Unterlage deutlich abheben. Wenn wir überhaupt annehmen wollen, daß das Wachstum der Eizelle vom Kern aus beeinflußt wird, so können wir wohl nicht umhin, diese Anschwellungen und Körner als Träger der angedeuteten Funktion, also als Trophochromatin, anzusprechen. Denn das Chromatin des Nucleolus dürfte wohl kaum imstande sein, diese Aufgabe zu erfüllen; es liegt fernab von der Membran und ist eng zusammengedrängt, befindet sich also nach einer, heute weit verbreiteten Ansicht in einem Zustande der Ruhe. Die vorhin geäußerte Vermutung liegt nahe, seitdem sich GOLDSCHMIDT dahin ausgesprochen hat, daß prinzipiell zwei Chromatinarten zu unterscheiden seien. Während die eine als Träger der Vererbung gedacht wird (Idiochromatin), soll die andre im wesentlichen den mannigfachen Stoffwechselvorgängen im Zellplasma vorstehen (Trophochromatin). Vielleicht lassen sich auch die Färbungserscheinungen zur Stütze dieser Anschauung heranziehen. Die Körner färben sich zwar mit Hämatoxylin und Boraxkarmin, nehmen aber bei Anwendung von Mag.-Picroind.-Lösung den Ton der letzteren an. Eine Bestätigung dieser Darstellung liefert SCHOONJANS, indem er berichtet, daß nach der Auflösung der Kernmembran Chromatinkörner ins Plasma der Eizelle träten.

Der Plastinnucleolus ist deutlich konturiert — was allerdings nur (Fig. 1) bei geeigneter Extraktion der Boraxkarminfärbung zu sehen ist — dabei stets abgerundet, häufig drehrund, gelegentlich enthält er eine, manchmal sehr große Vacuole. Das Plastin ist sehr fein granuliert, fast homogen.

Der Chromatinnucleolus ist von äußerst unregelmäßiger Gestalt, häufig am Rande ausgezackt. (Fig. 2.) Er enthält zahlreiche kleine Vacuolen (Fig. 2), oder er ist wabig gebaut (Fig. 1). Das Chromatin ist grobkörnig, — diese Struktur ist der zeichnerischen Schwierigkeit wegen in die Abbildungen nicht eingetragen.

Frühe Prophase.

1. Anlage des Bogenkörpers.

Gegen Schluß der Wachstumsperiode beginnt eine bogenförmige Zone des Netzwerkes, zwischen deren Enden der Chromatinnucleolus

liegt, sich deutlicher gegen den übrigen Teil des Kernraumes abzuheben. Hervorgerufen wird diese Erscheinung dadurch, daß in die entsprechenden Wabenreihen eine mit Boraxkarmin stark färbbare Masse eingelagert wird. Diese Infiltration erfolgt nicht im ganzen Bereich der Zone gleichzeitig, sondern sie greift, wie Fig. 3 zeigt, langsam um sich. Allmählich nimmt der Bogenkörper an Umfang und Dichtigkeit zu (Fig. 4, 5), er spaltet sich schließlich längs und streckt sich gerade, wodurch er natürlich seine topographische Beziehung zum Chromatinnucleolus löst. Anfänglich ist der Längsspalt erst an einem Ende des Bogens angedeutet (Fig. 6), er schreitet dann fort, ohne sich zunächst über den ganzen Bogen zu erstrecken (Fig. 7), endlich in Fig. 8 ist er nahezu vollendet; die eine Spalthälfte hat sich auf diesem Stadium schon etwas gestreckt, die andre zeigt noch deutlich die ursprüngliche Form. In Fig. 9 erinnert die schwache Krümmung beider Hälften noch an den früheren Zustand.

2. Ausbildung der primären Chromosomen.

Währenddessen ist der Chromatinnucleolus in acht Chromosomen zerfallen. Ich möchte diese als »primäre« bezeichnen, um sie von den später auftretenden »sekundären« zu unterscheiden. Der Nucleolus hatte sich stark gelappt; und teils durch Abschnürung solcher Vorwölbungen, teils durch Zusammenfließen kleinerer Chromatinbrocken zu größeren Stücken in seinem Innern werden wohl die Chromosomen entstanden sein (Fig. 5, 6).

Mittlere Prophase.

Die beiden geschilderten Vorgänge brauchen aber keineswegs zeitlich zusammenzufallen, sondern es kann sich der Bogenkörper beispielsweise schon längsgespalten und gerade gestreckt haben, während der Chromatinnucleolus noch ziemlich kompakt ist (Fig. 27).

Als Ergebnis beider Vorgänge müssen wir jedenfalls das Stadium der mittleren Prophase betrachten, das in Fig. 8—13 dargestellt ist. Man findet es besonders häufig und kann daraus wohl schließen, daß der Kern in diesem Zustand eine Zeitlang unverändert verharrt. Übereinstimmend zeigen die Abbildungen den längsgespaltenen Bogenkörper und die acht primären Chromosomen von annähernd würfel-, kugel- oder tropfenförmiger Gestalt. Diese liegen anfangs noch dicht nebeneinander, zu einem Haufen vereinigt (Fig. 7). Dann finden wir sie in kleinen Gruppen zu zwei und drei (Fig. 8, 9), bis sie endlich völlig voneinander isoliert daliegen (Fig. 10—13).

Der auffällige Größenunterschied zwischen Fig. 10 und 11 und Fig. 11 und 12 erklärt sich übrigens nicht durch Wachstum, sondern dadurch, daß Eier verschiedener Tiere abgebildet wurden.

Späte Prophase.

1. Die Verklumpung.

Eine neue Phase der Entwicklung wird dadurch eingeleitet, daß der Bogenkörper eine Querteilung erfährt. An Umfang nimmt er alsbald etwas zu; seine vierteilige Struktur wird undeutlich (Fig. 15) und schwindet allmählich ganz (Fig. 16). Inzwischen drängen sich die primären Chromosomen dicht an ihn heran (Fig. 15); sie ordnen sich schließlich in einer Ebene an (Fig. 16) und bilden, indem sie sich eng aneinander schließen, zum Schluß an seiner Peripherie einen zackigen Kranz (Fig. 17). Dort, wo die provisorischen Chromosomen den Bogenkörper oder sich untereinander berühren, sind keine Abgrenzungen mehr zu erkennen, nur ihre distalen Enden bleiben frei. Ich glaube aber nicht, daß an den Berührungsstellen die Grenzen wirklich schwinden, die Chromosomen vollständig verschmelzen und in Stoffaustausch treten. Vielmehr erhalten sich diese, aller Wahrscheinlichkeit nach, auch während der Verklumpung ihre Individualität.

Vorbereitende Stadien der Verklumpung finden sich gelegentlich, wenn man sie so deuten darf, bereits in der mittleren Prophase, abgesehen davon, daß die Querteilung des Bogenkörpers manchmal schon erfolgt, wenn der Chromatinnucleolus sich noch auslappt (Fig. 28). In Fig. 13 haben sich bereits drei Chromosomen durch von ihnen abströmende Chromatinfortsätze miteinander verbunden, ebenso vielleicht noch zwei andre; und in Fig. 29 sehen wir, wie eine Reihe von Chromosomen durch chromatische Brücken mit dem längsgespaltenen Bogenkörper zusammenhängt, der selbst schon zu zerfließen beginnt.

In andern Fällen scheint der Eintritt der Verklumpung sich zu verspäten. Die vier Teile des Bogenkörpers können nämlich so weit auseinanderweichen, daß man sie von den primären Chromosomen, denen sie in Größe, Form und Färbbarkeit gleichen, nicht mehr unterscheiden kann (Fig. 30).

Ich habe noch die Geschichte des Plastinnucleolus nachzutragen. Während der ganzen Zeit liegt er unverändert da, sobald aber die Verklumpung einsetzt, schmiegt er sich eng der Chromatinmasse an (Fig. 31). Mit dieser verschmilzt er wohl auch, denn später habe ich ihn nie wieder beobachtet.

2. Ophiurenstadium.

Das nächste Stadium, das sich ohne weiteres der besprochenen Fig. 17 anschließen läßt, zeigt eine Centralplatte, von der sechs breite Chromatinlappen ausgehen, während in eine andre Ebene eine besonders breite Chromatinkuppe ragt, die wahrscheinlich zwei Lappen entspricht. Derartige Gebilde hat schon O. Hertwig als sogenanntes »Ophiuren«-Stadium beschrieben, sie aber — in der früher angegebenen Weise — anders gedeutet. Die acht primären Chromosomen, die ja während der Verklumpung ihre volle Selbständigkeit bewahren, dürften wohl unmittelbar in die acht Lappen übergegangen sein. Ihre Fähigkeit, die Form zu ändern — sie zeigt sich später noch deutlicher — erkläre ich mir durch die Aufnahme des Plastins. Die Verwendung dieses Stoffes zum Aufbau der Chromosomen hat zum erstenmal R. Hertwig bei *Actinosphaerium* eingehend geschildert.

Die acht Lappen — oder plastinhaltigen »sekundären« Chromosomen — wachsen in centrifugaler Richtung aus, sie werden schlank, ihr distales Ende schwillt keulenförmig an und endlich dehnt sich die fortschreitende Entwicklung auch auf das proximale Ende aus, indem es schwach kugelig aufgetrieben wird und sich bis auf eine eng begrenzte Anwachsungsstelle von der Centralplatte loslöst (Fig. 19—21).

Diese, die natürlich dem Bogenkörper entspricht, hat sich indessen zu einem Ring entwickelt, in dem man zum mindesten einen Diagonalfaden erkennt (Fig. 21). Als Resultat erblickt man also einen Ring, in dessen Ebene sich acht sekundäre Chromosomen ausstrecken, die an ihn angeheftet und radial gestellt sind (Fig. 21).

3. Übergang zur Tetrade.

Schon in Fig. 21 konnte man zwei Chromosomenpaare leicht unterscheiden. Indem sich nun am Ring vier Chromosomengruppen bilden, die Komponenten eines Paares mit ihren proximalen Enden verschmelzen und dann die Chromosomen sich gegen die Ebene des Ringes aufrichten, wobei die zusammengehörigen sich in entgegengesetztem Sinne bewegen, entsteht das in Fig. 22 abgebildete Stadium. Die durch Verschmelzen von je zwei sekundär entstandenen definitiven Chromosomen kontrahieren sich noch etwas, und so entsteht die allbekannte *Ascaris*-Tetrade, wie sie Fig. 23 darstellt.

Die Reifeteilungen.

Inzwischen ist die Spindel ausgebildet worden, und die Tetrade tritt nun in die erste Reifeteilung ein.

In der Anaphase I ist besonders gut zu sehen, was aus der Centralscheibe bzw. dem Bogenkörper geworden ist. Die vier Tetradenchromosomen werden verbunden durch einen Ring und außerdem spannt sich zwischen je zwei schräg gegenüberliegenden ein Diagonalfaden aus (Fig. 25).

Boveri (1887) schildert nun, wie in der späten Anaphase I die Ring- und Diagonalfäden langgezogen werden, bis sie schließlich in der Mitte durchreißen. In der Prophase II findet man zwischen den Chromosomen zwei Fäden ausgespannt, die in der Anaphase II ebenfalls zerrissen werden. In der Telophase II verschmilzt das Chromosom mit dem zurückgebliebenen Rest der beiden Fäden.

c) Zusammenfassung und Erläuterung der wichtigsten Befunde.

1. Die Ausbildung der Chromosomen.

Die über die Ausbildung der Tetradenchromosomen und den Verlauf der Reifeteilungen ermittelten Tatsachen kann man kurz dahin zusammenfassen: acht in die Prophase der ersten Reifeteilung eintretende, primäre Chromosomen verwandeln sich durch Plastinzusatz und Längsstreckung in acht sekundäre. Aus diesen entstehen durch paarweises Verschmelzen end to end vier definitive Chromosomen, von denen durch die Reifeteilungen drei entfernt werden.

Während man also im allgemeinen als sicher annimmt, daß auf eine endweise Konjugation zweier Chromosomen in der Prophase, eine Trennung der Konjuganten in einer der Reifeteilungen folgt, so ist dies bei *Ascaris megalocephala* keineswegs der Fall.

2. Der Ringapparat.

Die Ausbildung des Ringapparates ließ sich Schritt für Schritt verfolgen und so bleibt mir nur noch übrig, etwas über seine Funktion und erste Anlage zu sagen. Über seine Bedeutung habe ich mir eine klare Vorstellung nicht machen können, glaube aber, daß man die Eigenart seiner Struktur noch am leichtesten begreifen wird, wenn man ihren Zweck auf dem Gebiete der Kernteilungsmechanik sucht. Nun färbt sich der Ring stark chromatisch (Mag.-Picroind.), wie ich mit Boveri gegen O. Hertwig fand. Man dürfte also wohl nicht fehl gehen, wenn man ihn und damit natürlich auch den Bogenkörper als trophochromatisch anspricht; sofern man nur überhaupt geneigt ist, der Hypothese vom Dualismus des Chromatins — auf die ich später noch zurückkommen

werde — eine Berechtigung zuzugestehen. Ist man aber mit dieser Deutung einverstanden, dann muß man auch die Behauptung als richtig hinnehmen, daß im *Ascaris*-Eikern, zum mindesten von dem Stadium ab, wo der Bogenkörper seine endgültige Größe erlangt hat (Fig. 5), eine reinliche Scheidung zwischen Tropho- und Idiochromatin eintritt. Durchaus zweifelhaft ist es aber, ob schon im Keimbläschenstadium die vollständige Trennung beider Chromatinarten vollzogen ist. Die Infiltration des Maschenwerkes, die zur Anlage des Bogenkörpers führt, kann nach meinen Bildern ebensogut vom Chromatin des Nucleolus als von dem des Netzwerkes ausgehen; und von der Beantwortung dieser Frage hängt es ab, von welchem Stadium an wir den Nucleolus als rein idiochromatisch ansprechen dürfen. Sie durch Beobachtung zu lösen, ist mir bisher nicht geglückt. Einwandfreie Differenzfärbungen gelangen in diesem Stadium nicht. Die Bildung von Chromatinauslappungen an den Stellen des Nucleolus, wo der Bogen ansetzt, beweisen nichts, da sich solche überall finden, und ebenso hinfällig erscheint mir der Einwand, daß, wenn der Bogen aus dem Chromatinnucleolus entstünde, er auch in der Art der Chromosomen angelegt werden müsse.

III. Angaben früherer Untersucher, die mit meinen Befunden übereinstimmen.

So stark die Gesamtheit meiner Befunde von den Angaben früherer Untersucher abweicht, so lassen sich doch in einzelnen Punkten Übereinstimmungen nachweisen. In ganz früher Prophase beschreibt O. Hertwig einen Chromatinkörper und einen Plastinnucleolus (Taf. I, Fig. 9). Dieser zerfällt nach ihm in einzelne Teile, und nach Fig. 8, Taf. III, zu schließen, werden einige dieser abgesprengten Plastinbrocken zum Aufbau der Chromosomen verwandt. Die Ausbildung des Bogenkörpers und der primären Chromosomen wurde bisher noch von keinem Forscher auch nur andeutungsweise dargestellt; allenfalls könnte man eine Angabe von Marcus erwähnen, der in einem Keimbläschen 24 Chromosomen gezählt hat. Wenn er wirklich Material von *Ascaris megalocephala* vor sich gehabt hat — er läßt die Möglichkeit offen, es könne auch *A. lumbricoides* gewesen sein — so darf man vielleicht annehmen, daß es sich um *A. megalocephala biv.* gehandelt hat. Er hat dann ein Stadium gesehen, meiner Fig. 30 entsprechend, mit 2 × 8 primären Chromosomen und 2 × 4 Bogenkörperteilen. Als Verklumpungsstadium, meiner Fig. 16 entsprechend, kann wohl Boveris Fig. 1 a, Taf. III, angesprochen werden, die vom Autor folgendermaßen beschrieben wird. Eine mit Karmin

nicht färbbare Centralmasse wird von einer chromatischen Lamelle umschlossen, auf der sich acht Chromatinhügel erheben.

Möchte diese Identifizierung vielleicht etwas gewagt erscheinen, so sind Ophiurenstadien bei drei Autoren mit Sicherheit aufzuzeigen.

van Benedens Fig. 13, Taf. 76, zeigt eine Centralplatte, von der sechs Arme mit kolbig verdickten Enden ausgehen, fünf liegen in einer Ebene, ein sechster geht steil in die Höhe, die beiden fehlenden werden wohl verdeckt sein. Das Bild ist ganz besonders klar und keineswegs anders zu deuten, es müßte zwischen meine Fig. 18 und 19 gestellt werden.

Etwas weiter vorgerückte Stadien hat O. Hertwig gezeichnet. Auch hier sieht man eine Centralplatte, von der acht langgestreckte Arme ausgehen, deren Enden die charakteristische Anschwellung aufweisen. Fig. 31, Taf. I, ist meiner Fig. 21 an die Seite zu stellen, nur hebt sich bei O. Hertwig die Centralplatte nur sehr undeutlich von den Chromosomen ab, auch ist die Ringstruktur nicht zu erkennen.

Ein Stadium, das schon den Übergang zur Tetrade vermittelt, bildet Tretjakoff (1905 b) mit seiner Fig. 14 ab. Sie zeigt ein gestrecktes Mittelstück, von dessen Enden je zwei längsgespaltene Chromatinstäbe ausgehen, die miteinander ungefähr einen rechten Winkel bilden, — nach dem Autor handelt es sich um zwei längsgespaltene, sich mit ihren Mittelstücken eng berührende Chromatinfäden. Ich habe in meiner Fig. 32 ein möglichst entsprechendes Stadium aus meinen Präparaten dem gegenüber gestellt. Die acht dem Ring angehefteten sekundären Chromosomen haben sich schon aufgerichtet, ungewöhnlich ist nun, daß sich je zwei von ihnen parallel gestellt haben. Denkt man sich den Ring genau von der Kante gesehen, vielleicht auch etwas weniger stark extrahiert, und die Chromosomen zum Teil noch etwas näher gerückt, so entsteht Tretjakoffs Bild.

Auch Chr. Bonnevie bringt Abbildungen, die sich ohne Zwang mit meinen Fig. 32 und 22 vergleichen lassen. Sie beobachtet vier winkelig geknickte Chromosomen, von denen je zwei sich mit ihren Scheitelpunkten so nebeneinanderlegen, daß ein kreuzförmiges Gebilde entsteht (Textfig. $P_{2,\ 3}$).

Daß die Chromosomen sich wirklich kreuzen, zeigen die Abbildungen nicht. Erläuternd fügt sie hinzu, »daß das so viel umschriebene ophiurenähnliche Element bei *Ascaris* nichts andres sei, als eben die zu einem achtstrahligen Körper vereinigten Prophasenkreuze der beiden Reifeteilungen«.

Gänzlich verfehlt ist es, wenn die Verfasserin *Ascaris megalocephala* als Beispiel ihres eumitotisch-heterotypischen Reifeteilungsmodus hin-

stellt. Weder erfolgen die Reifeteilungen nach dem Längsspalt, noch prägt sich in ihnen ein heterotypischer Charakter aus. Die heterotypische Mitose ist unter anderm dadurch ausgezeichnet, daß je zwei auseinanderweichende Chromosomen lange Zeit mit ihren Enden verklebt bleiben, während bei *Ascaris* infolge des Ringapparates gerade die Chromosomenmitten am längsten dicht beieinander liegen. Naturgetreue Darstellungen der *Ascaris*-Reifeteilungen sind selten, ich verweise deshalb auf zwei Abbildungen der wichtigsten Stadien.

(Anaphase I m. Fig. 25,
» II. Fig. 173 u. 174 nach Brauer.)

Endlich, die Zusammensetzung des Tetradenchromosomes aus zwei endweise verschmolzenen sekundären wird sowohl von Tretjakoff, als von Moszkowsky beschrieben und mit einwandfreien Abbildungen belegt.

Unter den Bildern der andern Autoren finde ich keine Stadien, die sich irgendwie mit den von mir beschriebenen vergleichen ließen. Besonders erstaunlich ist dies angesichts der zahlreichen Abbildungen, die Brauer gibt, und die zum Teil (frühes Spiremstadium) sich bei Schneider, Tretjakoff (1905 b) und Sabaschnikoff wiederfinden. Ich bin leider nicht imstande, diesen Widerspruch in den objektiven Angaben befriedigend zu erklären; auf schlechte Konservierung möchte ich ihn nicht zurückführen — die Differenzen sind zu groß, auch könnte ich diesen Vorwurf keineswegs einwandfrei begründen.

IV. Allgemeiner Teil.

Es bleibt mir noch zu versuchen übrig, meine Darstellung von der Tetradenentwicklung bei *Ascaris* nach Möglichkeit in Einklang zu bringen mit den sonst in der Literatur niedergelegten Anschauungen über die Vorgänge in den Geschlechtszellen.

a) Chromosomenreduktion.

Wie die zwei Chromosomen der Oogonienteilungen in die acht primären der Prophase übergehen, ist mir gänzlich unbekannt. Zwar hat Schoonjans kürzlich geschildert, daß im jungen Oocytenkern durch Zusammenströmen des anfangs auf dem ganzen Netzwerk gleichmäßig verteilten Chromatins ins Centrum des Kernes die Differenzierung in Cromatinnucleolus und Netzchromatin eintritt, die ich als typisch für das Wachstumsstadium geschildert habe. Aber damit ist die Einsicht

in den Zusammenhang beider Chromosomengenerationen nicht im mindesten gefördert.

Wahrscheinlich erfolgt der Übergang während einer Oogonienteilung, vielleicht der letzten. Denn soviel scheint sicher, daß nicht alle Teilungen der Keimzellen in der Art der normalen Mitose verlaufen. WASIELEWSKY hat vor Jahren neben normalen Metaphasen mit zwei schleifenförmigen Chromosomen solche Äquatorial- und Tochterplatten abgebildet, in denen acht bis zehn kugelförmige Chromosomen zu sehen waren. Ich habe ganz ähnliche Bilder gefunden und noch dazu zwei zusammengehörige Tochterplatten bei *A. megalocephala univ.* mit vier deutlichen Chromosomen. WASIELEWSKY hat leider nur zusammenhangslose Beobachtungen geliefert, und meine Untersuchung ist bisher auch über den ersten Anfang nicht herausgekommen; ich hoffe aber, später eine eingehende Schilderung der Mitose in den verschiedenen Oogoniengenerationen geben zu können. Jedenfalls zeigen solche Bilder, daß die allgemeine Ansicht richtig ist, welche die schleifenförmigen Chromosomen der Keimbahn bei *A. megalocephala* als zusammengesetzt (plurivalent nach V. HÄCKER) betrachtet.

Die Normalzahl bei *Ascaris megalocephala univalens* ist nämlich vier, denn die befruchtete Eizelle enthält zweifellos vier sekundäre Chromosomen. In welchem Zusammenhang aber die in der Prophase auftretende Zahl acht mit der Normalzahl der Chromosomen steht, ist ungewiß; und so lange dies nicht aufgeklärt ist, halte ich jeden Versuch einer Interpretation der Reifeteilungen bei *A. megalocephala* für verfrüht. Ich möchte aber noch darauf hinweisen, daß die Chromosomenanordnung in der Metaphase I bei *Ascaris canis* und *Cyclops* genau der entspricht, die man bei *A. megalocephala* findet, indem übereinstimmend Gruppen von vier quergeteilten, parallel gerichteten Chromosomen beobachtet wurden. Diese »quergeteilte Tetrade« wird in allen drei Fällen auf gleiche Weise zerlegt, aber ihre Entwicklung verläuft durchaus verschieden, und so scheint auch das Wesen der Reifeteilungen in den drei Fällen verschieden zu sein. Von einem Normalschema der Reifungsvorgänge, dem sich alle bekannten Tatsachen zwanglos unterordnen lassen, kann also keine Rede sein.

b) Die Nucleolenfrage.

Wachsende Eizellen, deren Kerne im Keimbläschen ein schwach färbbares Netzwerk und darin eingebettet ein oder zwei Nucleolen zeigen, sind schon oft beschrieben worden.

Bei *Ascaris megalocephala univ.* liegen Chromatin- und Plastinnucleolus weit auseinander, bei manchen Mollusken bilden beide, dicht nebeneinander

gelagert, einen Doppelnucleolus, und endlich zeigen die Echinodermen vielfach nur einen großen Nucleolus, der aber nach den freilich angezweifelten Angaben von Guenther und Hartmann sowohl Plastin als Chromatin enthält, dasselbe schildert Blackman von *Scolopendra heros.*

Nach dem übereinstimmenden — aber nicht unangezweifelten — Bericht der Autoren entstehen die Chromosomen, indem vom Nucleolus in feinen, langen Fäden das Chromatin so lange abströmt, bis ein chromatinfreier, ein sogenannter Metanucleolus zurückbleibt.

Bei *Ascaris* hingegen zerlegt sich der Chromatinnucleolus durchaus restlos in die acht primären Chromosomen, aus denen durch Plastinzusatz und Längsstreckung die sekundären hervorgehen.

Einen ganz extremen Fall einer solchen Chromosomenmetamorphose — wenn man so sagen darf — schildert Goldschmidt bei *Polystomum.* Der in ein wohlausgebildetes, schwach färbbares Netzwerk eingebettete Nucleolus zerfällt in kleine, kugelförmige Nucleolen zweiten Grades — Karyomeren, meinen primären Chromosomen vergleichbar —; aus diesen entwickeln sich die langfädigen Chromosomen.

c) Trophochromatin, Chromidien und Hetorochromosomen.

Ich habe mich bereits bei früheren Erwägungen vollständig der Hypothese von Chromatindualismus angeschlossen. Nach dieser Lehre hat das Idiochromatin nur die Aufgabe, Träger der Vererbung zu sein.

Trophisches Chromatin kann dagegen die verschiedensten Funktionen übernehmen, es ist weniger differenziert und daher auch tiefer organisiert. Als Chromidium aus dem Kern tretend, löst es im Plasma jede Art von Secretion aus. In der Spermatogenese tritt es in der Form von Mitochondrien auf, die sich in das Spermienmittelstück verwandeln, und so fungiert es im reifen Samen als Bewegungscentrum.

Trophisches Chromatin wurde auch im Kernraum selbst beobachtet. In der Prophase einer bestimmten Oogonienteilung von *Dytiscus* entstehen nach Giardina nicht nur die Chromosomen, sondern es bildet sich auch ein chromatischer Ring aus, der die Äquatorialplatte umgibt und bei der Teilung nur in einen der Tochterkerne übergeht. Einen ähnlichen, unorganisierten, alveolären Körper fand Buchner in den Oogonienteilungen bei *Gryllus campestris.* Auch dieser liegt in einem, allerdings nur kurzen Bogen um die Äquatorialplatte und rückt gleichfalls nur an einen Pol. Im Ruhestadium, das den Oogonienteilungen folgt, war er als kompakte Masse nachzuweisen, im Bukettstadium strömte von ihm, wie von den Chromosomen Chromatin ins Plasma. In der Spermatogenese von *Oedipoda* und *Blatta* beschrieben Buchner und

Wassilieff ein Gebilde, das bei der Kernrekonstruktion nach der letzten Spermatogonienteilung kompakt blieb, während des Bukettstadiums einen Abströmungsfortsatz ins Plasma entsandte, bei der ersten Reifeteilung ungeteilt an einen Pol wanderte und bei der zweiten längsgespalten wurde. Dieser Körper, der in seiner Struktur an »den tiefer organisierten im *Gryllus*-Ovar« erinnert, verhält sich in allen Punkten wie ein typisches geschlechtsbestimmendes Monosom; auch diese sind daher als trophochromatisch anzusprechen, ebenso vielleicht die Micro- und Idiosomen. Wenn wir aber diese unter dem gemeinsamen Namen Heterochromosomen zusammengefaßten Gebilde als trophochromatisch auffassen wollen, dann dürfen wir sie nicht mehr Chromosomen nennen. Diese fungieren nach einer zwar lebhaft bekämpften, aber doch noch nahezu allgemein verbreiteten Ansicht als Träger der Vererbung. Nach Roux und Weismann haben sie sogar eine ganz bestimmte Struktur, indem sie aus hintereinander gereihten Iden bestehen. Ein Längsspalt zerlegt sie in Tochterchromosomen, die mit dem Mutterchromosom in bezug auf die Erbeinheiten absolut identisch sind, ein Querspalt teilt sie stets erbungleich.

Für trophochromatische Gebilde wird man eine solch komplizierte Struktur nicht annehmen, der fundamentale Unterschied zwischen Längs- und Querteilung fällt bei ihnen fort.

Diese ganzen Auseinandersetzungen waren zum Verständnis des Bogenkörpers unbedingt erforderlich. Ähnlich dem Giardinaschen Ring tritt er plötzlich in der Prophase einer bestimmten Kernteilung auf. Wie ein Monosom hat dieses trophochromatische Gebilde die Fähigkeit, sich zu spalten; daß es sich nicht nur längs- sondern auch querteilt, ist nach dem Vorhergehenden kein wesentlicher Unterschied, wichtig aber im Hinblick auf die vierteilige Struktur des Ringapparats. Auch darin gleicht der Bogenkörper gewissen Heterochromosomen, daß seine vier Teilstücke in dem Stadium der verzögerten Verklumpung (Fig. 30) von den primären Chromosomen nicht unterschieden werden können. Aber während das Trophochromatin der Heterochromosomen möglicherweise durch Beeinflussung der Kernplasmaspannung geschlechtsbestimmend wirkt, übernimmt der *Ascaris*-Bogenkörper — dem vielseitigen Wesen des Trophochromatins entsprechend — eine ganz andre, eine mechanische Funktion, indem er sich in den Ringapparat umwandelt.

Auf diese Weise ist es möglich den *Ascaris*-Bogenkörper in die Reihe jener Gebilde zu stellen, die wir vorhin betrachtet haben. Rätselhaft bleiben sie uns nach wie vor, ich glaube aber mit Hilfe der Vorstellung vom Chromatindualismus läßt sich ihr Wesen noch am leichtesten entschleiern.

Die vorliegende Arbeit wurde im Institut des Herrn Geh. Hofrats Prof. R. Hertwig ausgeführt; sein reges Interesse an meiner Untersuchung verpflichtet mich zu aufrichtigem Dank. Sie entstand auf Veranlassung von Herrn Prof. Goldschmidt, dem ich für seine Anregung auch an dieser Stelle danke.

Literaturverzeichnis.

Beneden, Ed. van. 1883. Recherches sur la maturation de l'œuf. Arch. de Biol. Tom. IV.

Bonnevie, K. 1909. Chromosomenstudien. II. Arch. f. Zellf. Bd. II.

Boveri, Th. 1887. Zellstudien. I.

—— 1890. Zellstudien. III.

—— 1904. Ergebnisse über die Konstitution d. chromatischen Substanz.

Blackman. 1905. The Spermatogenesis of Scolopendra heros. Bull. Mus. Comp. Zool. Harward College. Vol. XLVIII.

Brauer, A. 1893. Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. m. Anat. Bd. XLII.

Buchner, P. 1909. Das access. Chromos. in Spermatog. u. Ovogenese der Orthopteren. Arch. f. Zellf. Bd. III.

Giardina. 1901. Origine dell' oocite e delle cellule entrici nel Dytiscus. Internation. Monatsschr. f. Anat. und Phys. Bd. XVIII.

Goldschmidt, R. 1902. Untersuchungen über Eireifung, Befruchtung und Zellteilung, bei Polystomum integerrimum. Z. f. w. Zool. Bd. LXXII.

—— 1904. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXI.

—— 1905. Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXI.

Gregoire, V. 1910. Les Cinèses de maturation. II. La Cellule. Tom. XXVI.

Griggs. 1906. A Reduction Division in Ascaris. Ohio Naturalist. 1906.

Haecker, V. 1894. Über generative und embryonale Mitosen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII.

—— 1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. d. Zool. Bd. I.

Hartmann. 1902. Chromosomenbildung bei Asterias glacialis. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XV.

Henking. 1891. Über Spermatogenese bei Pyrrhocoris apterus. Z. f. w. Z. Bd. LI.

Hertwig, O. 1890. Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI.

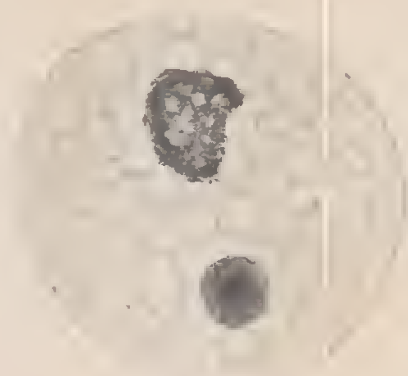
Hertwig, R. 1898. Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abh. d. bayr. Akademie d. Wiss. 1898.

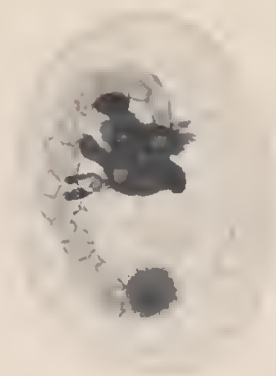
—— 1903. Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtl. Differenz. und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. XXIII.

—— 1907. Über den Chromidialapp. und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitz.-Ber. d. morph. Gesellsch. München.

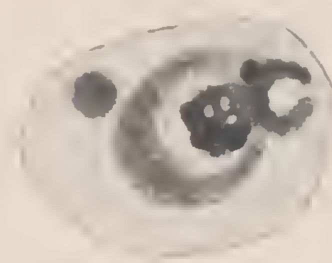
Marcus. 1906. Ei- und Samenreife bei Ascaris canis. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXVIII.


1.


2


3


4


5


6


7.


8.



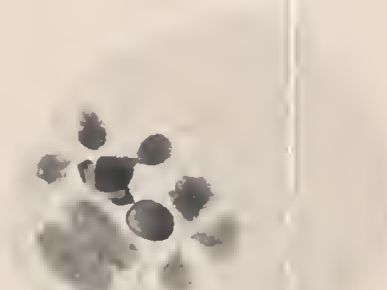
9


10.

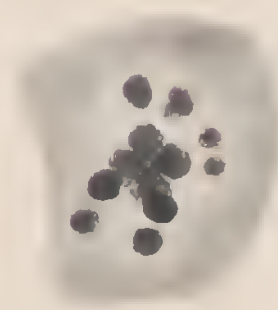

11.



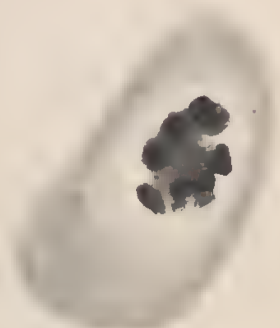
12.



13.

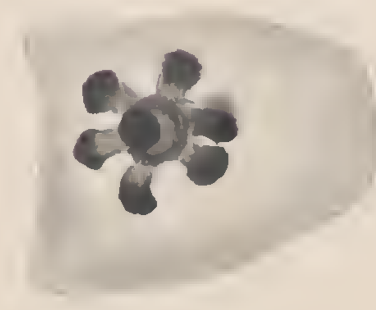

14


15


16


17

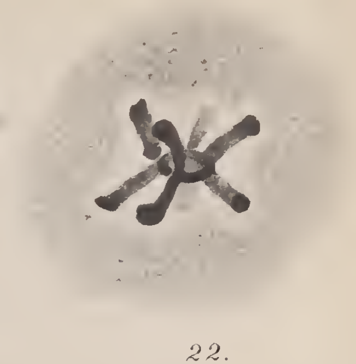

18


19

Wilhelm Engelmann


20.


21.

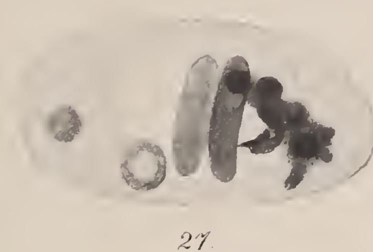

22.


23.


24.


25.


26.


27.

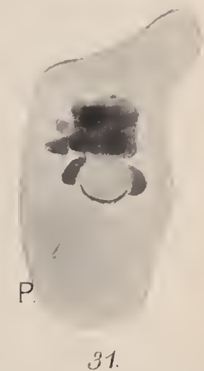

28.



29.


30.


32.



31.

Verlag v. Wilhelm Engelmann Leipzig

Matschek, H. 1910. Über Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Arch. f. Zellforsch. Bd. V.
Montgomery. 1909. On Morphological Difference of the Chromosomes of Ascaris megalocephala. Arch. f. Zellf. Bd. II.
Popoff, M. 1907. Eibildung bei Paludina vivipara. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXX.
Rückert, J. 1892. Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz. Bd. VII.
Sabaschnikoff. 1897. Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduktion in der Ovogenese von Ascaris megalocephala bivalens. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou.
Schoonjans, H. 1909. Etude sur la phase d'accroissement des ovocytes chez Ascaris megalocephala bivalens. Bull. Soc. Roy. Sc. méd. et nat. Bruxelles.
Schneider, K. C. 1902. Lehrbuch der vergleichenden Histologie.
Tretjakoff. 1905 a. Richtungskörperchen in den Eiern von Ascaris megalocephala.
—— 1905 b. Die Spermatogenese bei Ascaris megalocephala.
Wasielewsky. 1893. Keimzone bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI.
Wassilieff. Die Spermatogenese von Blatta germanica. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXX.
Wilson. 1905/06. Studies on Chromosomes. I—III. Journal exp. Zool. Vol. II and III.

Erklärung der Figuren.

Die Zeichnungen wurden — so weit wie möglich — mit Hilfe des Abbeschen Apparats auf der Höhe des Mikroskoptisches entworfen. (Zeiss hom. Imm. 2 mm. — Cp. Oc. 18.)

Fig. 1—7, 9, 12, 13, 26 und 29 enthalten einen, Fig. 27 zwei Plastinnucleolen. *P* bedeutet Plastinnucleolus.

Fig. 1—13, 26—30. Boraxkarmin.

Fig. 14—19, 21—24, 31. Magenta-Picroindigokarmin.

Fig. 20, 25. Hämatoxylin nach Delafield.

Fig. 32. Eisenhämatoxylin.

Die Reproduktion des Netzwerkes entspricht der Wirklichkeit und meinen Zeichnungen nur unvollkommen.

Tafel I.

Fig. 1 u. 2. Kerne auf dem Stadium des Keimbläschens.

Fig. 3—9. Ausbildung des Bogenkörpers und der acht primären Chromosomen.

Fig. 10—13. Der längsgespaltene Bogenkörper und acht primäre Chromosomen.

Fig. 14—17. Stadium der Verklumpung.

Fig. 18—19. Beginn des Ophiurenstadiums.

Tafel II.

Fig. 20 u. 21. Spätes Ophiurenstadium: Ringapparat und acht sekundäre Chromosomen.

Fig. 22—24. Der Übergang zur Tetrade.

Fig. 25. Anaphase I.

Fig. 26. Junge Oocyte.

Fig. 27. Verfrühter Längsspalt des Bogenkörpers.

Fig. 28. Verfrühte Querteilung desselben.

Fig. 29. Verfrüht einsetzende Verklumpung.

Fig. 30. Verzögerte Verklumpung.

Fig. 31. Plastinnucleolus, sich an den Chromatinhaufen schmiegend.

Fig. 32. Ring mit acht sekundären Chromosomen, von denen je zwei parallel gerichtet sind.



Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre. I.

1. Accessorisches Chromosom und Geschlechtsbestimmung.

Von

Richard Goldschmidt
(München).

Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen ist seit einigen Jahren in eine neue Phase getreten. Neben den biologischen Experimentalstudien, die in erster Linie zu seiner Lösung berufen sind, haben sich morphologische Untersuchungen eingestellt, die zum Ziel haben, die Grundlagen für die Lösung der Frage durch Beobachtung der Vorgänge am materiellen Substrat, den Geschlechtszellen, festzustellen. Die Tatsachen, die dabei zutage gefördert wurden, stehen nunmehr auf so sicherem Boden, daß mit Recht versucht werden darf, sie in einheitlicher Weise zu interpretieren und als Grundlage für die Beleuchtung des ganzen Gegenstandes zu verwenden. Wie bei allen derartigen Fragen lassen sich die festgestellten Tatsachen natürlich in verschiedenem Sinne ausdeuten und jene Deutung darf als die beste gelten, die den meisten Ergebnissen gerecht wird und die größten Ausblicke auf weitere Fragestellungen gewährt. Die cytologischen Tatsachen, die nun im Zusammenhang mit dem Problem der Geschlechtsbestimmung gefunden wurden, lassen von vornherein zwei diametral entgegengesetzte Interpretationen zu, die MORGAN (1909) richtig als die qualitative und quantitative bezeichnet hat. Die erstere ist die von MENDEL selbst herrührende Anschauung der Mendelianer, nach der das Geschlecht eine erbliche Qualität ist, deren Verhalten bei der Vererbung somit den MENDELschen Gesetzen gehorchen muß. Unter diesem Gesichtspunkt muß man nun entweder den cytologischen Befunden zunächst jede Bedeutung für das Problem absprechen, da wir über die cellulären Grundlagen der Vererbung nichts Sicheres wissen, oder man muß sich auf den Boden der Hypothese der qualitativen Verschiedenheit — oder richtiger der Verschiedenheit nach Qualitäten — der Chromosomen stellen, in welchem Fall die Zusammen-

fassung der biologischen und der cellulären Befunde so viele, oft hervorgehobene Schwierigkeiten bereitet, daß sie zunächst als unüberwindlich gelten müssen. Die quantitative Betrachtungsweise dagegen sieht in der Geschlechtsbestimmung nicht ein Würfelspiel mit unverrückbaren Qualitäten, sondern einen zellregulatorischen Prozeß, der sich nach irgendwelchen quantitativen Verhältnissen innerhalb der Geschlechtszellen richtet. Die cytologische Betrachtung des Gegenstandes führt aber stets zu solcher Anschauungsweise.

Den am meisten ausgebauten und durchgearbeiteten Versuch, das Problem auf eine solche quantitative Grundlage zu stellen, verdanken wir bekanntlich Richard Hertwig, der in seinen und seiner Schüler Arbeiten der alten Frage seit einigen Jahren wieder neues Leben eingehaucht hat. Sein Gedankengang hat von vornherein vor ähnlichen den außerordentlichen Vorzug, daß dadurch die Geschlechtsbestimmung den Platz eines einfachen Teilproblems der gesamten Zellbiologie zugewiesen bekommt und daß das zur Erklärung benutzte Prinzip, das der Kernplasmarelation, auf alle andern Fragen des Zellebens in gleicher Weise anzuwenden ist. So entsteht ein Ideengebäude, das bei gegebener Richtigkeit der Grundanschauung in logischer Konsequenz wie so viele andre auch unser Problem klärt. Bei der umfassenden Bedeutung, die jenem Gedankengang zukommt, ist es begreiflich, daß andre in der quantitativen Grundanschauung mit ihm übereinstimmende Versuche, dem Problem näher zu kommen, hier oder dort schließlich, trotz Abweichungen in Einzelheiten, in Hertwigs Ideenkreis einmünden. So ist im Prinzip, trotz der Abweichung in der Ausführung, Morgans Anschauung von der Bedingtheit des Geschlechts durch die Chromatinquantität angesichts der bekannten Untersuchungen Boveris (1905) über Chromatin und Kernplasmarelation im Grunde das gleiche. So soll auch der folgende Versuch, einige der cellulären Tatsachen von einheitlichem Gesichtspunkt zu betrachten, nur zeigen, wie auch von andrer Seite her die Interpretation der Tatsachen zur Anschauung der zellregulatorischen Bedingtheit des Geschlechts führen. Die im folgenden auszuführenden Gedankengänge wurden von mir schon 1904 in meiner Arbeit über den Chromidialapparat angedeutet und seitdem mehr oder minder ausführlich in meinen Vorlesungen vorgetragen. Sie sind nichts weiter als eine einfache Konsequenz meiner Anschauungen vom Dualismus der Kernsubstanzen.

Bekanntlich basieren die zellbiologischen Erörterungen über das Problem der Geschlechtsbestimmung auf der Entdeckung des unpaaren oder accessorischen Chromosoms in der Spermatogenese vieler Insekten. Nachdem man zuerst geglaubt hatte, daß dies ein plus darstelle, das

dem männlichen Geschlecht zukomme, womit seine Bezeichnung als accessorisches gerechtfertigt wäre, wissen wir jetzt mit Sicherheit, daß die ungerade Zahl umgekehrt dadurch bedingt wird, daß im männlichen Geschlecht eines fehlt. Da bekanntlich nun im männlichen Geschlecht zwei Arten von Spermatozoen gebildet werden, von denen die eine bei der Normalzahl von n-Chromosomen $\frac{n}{2}-1$, die andre Hälfte $\frac{n}{2}$ besitzt, die reifen Eier aber stets n haben, so bedingt die Befruchtung mit ersteren das männliche, mit letzteren, den Besitzern des accessorischen Chromosoma, das weibliche. Es erhebt sich nun die Frage: Sind die Chromosomen alle gleichwertig und unterscheiden sich somit die männchenerzeugenden Spermatozoen von den weibchenerzeugenden nur durch das Fehlen eines dieser Chromosomen, dessen Partner im Ei aber vorhanden ist; oder aber ist das eine Chromosom, welches nur die Hälfte der Spermatozoen besitzt und dessen Partner allen reifen Eizellen zukommt, etwas von den übrigen Chromosomen Verschiedenes? Die erstere Alternative wird von jenen Forschern gewählt, für welche die Geschlechtsbestimmung nicht nur ein zellregulatorischer, sondern ein quantitativ-proportionaler Vorgang ist. Hertwig (1907) tut es, um die Erscheinung seinem Gesetz der Kernplasmarelation einzugliedern, dem ja jener Charakter innewohnt. Er argumentiert: Zunahme der Kernsubstanz auf Kosten des Plasma bedingt auf Grund jenes Gesetzes das männliche Geschlecht; Parthenogenese ist als autogene Entwicklung mit einer Zunahme an Kernsubstanz verbunden und erzeugt daher das männliche Geschlecht, während normale Befruchtung das weibliche bedingt. Nun ist die Befruchtung mit einem Spermatozoon, das ein Chromosoma zu wenig enthält, eine Annäherung an die Parthenogenese, muß somit Männchen erzeugen, was den Tatsachen entspricht. Morgan (1909, s. hier auch Citate seiner früheren Äußerungen zum Gegenstand) hingegen legt nur Wert auf das Quantum an Chromatin, welches bei Beginn der Entwicklung im Ei vorhanden ist. Viel Chromatin bewirkt die Entstehung von Weibchen, wenig die von Männchen. Aber auch die Anhänger der Anschauung von der qualitativen Bestimmung des Geschlechts können sich mit den Tatsachen in bezug auf das accessorische Chromosom abfinden, indem sie unter Annahme der von Boveri (1907) so sehr wahrscheinlich gemachten qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen in jenes Chromosom die für die Geschlechtsbestimmung in Betracht kommenden Qualitäten verlegen. Die Konsequenzen dieser Annahme und die Schwierigkeiten, zu denen sie führt, sind besonders von Wilson (1906) klar hervorgehoben worden.

Nun wäre aber noch eine dritte Möglichkeit vorhanden. Die accesso-

rischen Chromosomen könnten zwar qualitativ von den übrigen Chromosomen verschieden sein, aber qualitativ nicht im Sinne der MENDELschen Qualitäten, sondern ihrer physiologisch-chemischen Fähigkeiten, so daß trotzdem die Geschlechtsbestimmung einen quantitativen Vorgang darstellte. Diese Auffassung habe ich bereits im Jahre 1904 ausgesprochen; wiewohl mir damals schon ein wesentlicher Teil der Ausführung des Gedankens, wie sie im folgenden geschehen soll, vorschwebte, habe ich, da meine Arbeit nichts mit der Geschlechtsbestimmung zu tun hatte, nur zu kurz die Richtung angedeutet, so daß jene Stelle von späteren Autoren übersehen oder mißverstanden wurde. Ich führte damals unter Hinweis auf das besondere Verhalten des accessorischen Chromosoms der Orthopteren aus, daß durch Vergleich mit andern Erscheinungen des Zellenlebens, die zur Unterscheidung von Idio- und Trophochromatin drängen, man dazu geführt wird, in dem accessorischen Chromosom eine trophochromatische Bildung zu sehen. Und ich schloß: »Erweist sich meine Annahme als richtig, dann unterscheiden sich die beiden Spermienarten durch verschiedene motorische und trophische Fähigkeit, doch ist es wertlos, dies vorderhand weiter auszuführen«. Seitdem haben mehrere angesehene Forscher verwandte Anschauungen geäußert. WILSON (1906) glaubt den Schwierigkeiten, denen die MENDELsche Interpretation der Geschlechtsbestimmung ausgesetzt ist, zu begegnen, wenn er annimmt, daß ein physiologischer oder funktioneller Faktor vorhanden ist, der die männchen- und weibchenbestimmenden Spermatozoen unterscheidet; dieser Faktor kann, aber muß nicht, sich in morphologischen Differenzen ausdrücken, wie etwa die Gegenwart des accessorischen Chromosoms. Wenn dieses sich durch eine größere Aktivität auszeichnet, so würde das Zusammentreffen von zwei Geschlechtszellen mit solchen aktiven Chromosomen Weibchen liefern, während, wenn es nur auf einer Seite vorhanden wäre, ein Männchen entstände. Da vielfach Oocyten und Spermatocyten einander sehr ähnlich sehen, folgt, daß die weitere Entwicklung der Urgeschlechtszellen zu Eiern oder Spermien von der größeren konstruktiven Aktivität abhängt. Gleichzeitig stellte MONTGOMERY (1906) eine Anschauung auf, die sich mit meiner, ihm unbekannten, enge berührt. Schon 1901 hatte er angenommen, daß die Chromatinnucleoli Chromosomen seien, die einer speziellen Stoffwechselfunktion angepaßt seien, vielleicht eine besonders starke derartige Funktion ausübten. Nunmehr überträgt er den Gedanken auf die inzwischen bekannt gewordene Bedeutung für die Geschlechtsbestimmung, die nach ihm nur eine sekundäre Funktion jener Gebilde ist; die Geschlechtsbestimmung ist ein indirektes Resultat ihrer Stoffwechseleigentümlichkeiten. Aus ihrer

Lage in der Zelle folgt, daß sie eine wichtige Rolle im Wechselspiel der Protoplasma- und Kerntätigkeit spielen, die vielleicht proportional ihrer Größe wirkt. In neuester Zeit hat auch BOVERI (1909) sich WILSONS Anschauung angeschlossen, glaubt, daß sie vielleicht geeignet sei, als Basis für eine allgemeine Theorie der Geschlechtsbestimmung zu dienen. Es sind für die verschiedenen in der Natur bekannten Fälle die beiden Möglichkeiten gegeben: »Im einen Fall sind die Geschlechtszellen zunächst sexuell indifferent; verschieden starke Ernährung des Eies auf Grund verschiedener äußerer Umstände bestimmt das besser ausgestattete Ei zum Weibchen, das schlechter ausgestattete zum Männchen. Im andern Fall wäre die Entscheidung auf einen inneren Faktor übertragen, der aber prinzipiell in gleicher Weise wirksam wäre, indem befruchtete Eier mit stärkeren ‚Assimilationschromosomen' Weibchen, solche mit schwächeren Männchen liefern würden.« In diesen Worten von BOVERI ist der gleiche Gedankengang enthalten, wie ich ihn 1904 mehr angedeutet habe und jetzt veranlaßt durch die inzwischen laut gewordenen verwandten Anschauungen näher ausführen möchte. Ich kann dabei auch auf die Ausführungen unsres Schülers BUCHNER (1909) hinweisen, der sich in einem Teil der Grundanschauungen jenen Ideen angeschlossen hat.

Die von SCHAUDINN (1903) zuerst für die Protozoenzelle aufgestellte, von mir dann weiter ausgeführte (1904) und auf die Metazoenzelle ausgedehnte Lehre vom Kerndualismus der Zelle, oder, wenn nur von Metazoenzellen die Rede ist, die Lehre vom Dualismus der chromatischen Kernsubstanzen, welch letztere wohl zuerst von RÜCKERT (1892) klar ausgesprochen wurde, besagt, daß in der Zelle zwei prinzipiell verschiedene Sorten von Chromatin vorhanden sind, von denen die eine, das Idiochromatin, das materielle Substrat der Vererbungserscheinungen darstellt, die andre, das Trophochromatin, die Substanz ist, auf deren Anwesenheit alle energetischen Leistungen der Zelle beruhen. Nach der morphologisch wie physiologisch, wie mir scheint, wohlbegründeten Auffassung, die in der Lehre vom Chromidialapparat lebhaft funktionierender Zellen verdichtet ist, hat dieses Trophochromatin, das natürlich assimiliert und sich vermehrt, die Fähigkeit, aus dem Kern, wohl meist durch Diffusion, ins Plasma überzutreten, um hier durch chemische Umwandlung Material oder auch nur die Energie für die verschiedenen funktionellen oder formativen Leistungen der Zelle zu liefern. Wenn nun diese bereits mit reichem Tatsachenmaterial belegten Anschauungen auf die Erfahrungen über das accessorische Chromosom übertragen werden sollen, so ergeben sich zunächst folgende Voraussetzungen. Es ist zuvörderst zu beweisen, daß das accessorische Chromosom eine von den andern Chromo-

somen qualitativ verschiedene Bildung ist und zwar muß dies nicht nur für das unpaare Chromosom im männlichen Geschlecht, sondern auch für seine beiden Partner im Ei zutreffen. Sodann ist zu zeigen, daß die Verschiedenheit eben darin besteht, daß es trophisches Chromatin darstellt und dann müssen Materialien dafür beigebracht werden, daß nach der Befruchtung jene Substanz ein besonderes, zu der angenommenen Funktion passendes Verhalten zeigt. Schließlich muß dargetan werden, wie die Schlußfolgerungen sich zu den Fällen verhalten, in denen accessorische Chromosomen nicht bestehen.

Was zunächst die von den übrigen Chromosomen abweichende Beschaffenheit des sogenannten accessorischen Chromosoms betrifft, so kann sie wohl am wenigstens bezweifelt werden, besonders wenn man von den klaren Verhältnissen der Orthopteren ausgeht. Ich habe bereits 1904 auf einige Punkte aufmerksam gemacht und in jüngster Zeit hat besonders Buchner (1909) eine ganze Anzahl derartiger Tatsachen zusammengestellt. Am wenigsten Wert ist dabei auf die Größendifferenz zu legen. Neben den um das Vielfache allen andern Chromosomen an Größe überlegenen Gebilden mancher Orthopteren (Sinéty, 1902) finden sich solche, die von den übrigen Chromosomen nicht oder wenig zu unterscheiden sind, dann aber auch solche, die kleiner sind. Bei den Hemipteren gar sind ja bekanntlich die allerverschiedensten Möglichkeiten verwirklicht, wie sie von Wilson (1906, 1910) übersichtlich zusammengestellt sind. Viel wesentlicher erscheint dagegen das Verhalten in der Mitose; wenn auch manchmal hier die accessorischen Chromosomen sich nicht anders verhalten als die gewöhnlichen, so sind doch genug Fälle bekannt, wo sie ihre Besonderheiten zeigen, eine besondere Lage in der Spindel einnehmen oder der Teilung nachhinken. Für uns am wichtigsten sind die Formen, bei denen der Körper in eine der Tochterzellen gelangt, ohne in die Spindelfigur eingegangen zu sein, also frei im Plasma liegend außerhalb der Teilungsfigur. Denn sie leiten, wie Buchner mit Recht hervorhebt, zu den besonderen Verhältnissen von *Dytiscus* und *Gryllus* über. Am schönsten aber zeigt sich wohl die besondere Beschaffenheit der accessorischen Chromosomen in ihrem Verhalten während der Kernruhe. Während sich die übrigen Chromosomen auflösen, kann es als kompakter Körper erhalten bleiben und sein nucleolenartiges Aussehen hat ihm in diesem Zustand ja bekanntlich die Bezeichnung eines Chromatinnucleolus eingetragen. Noch bemerkenswerter sind natürlich jene Fälle, in denen das accessorische Chromosom während der Kernruhe seinen eigenen Kern von besonderer Struktur bildet, wie es von Sutton (1900) zuerst beschrieben wurde. Neuerdings hat Brunelli (1909) bei *Gryllus* einen besonders

hübschen Fall entdeckt, wo zwischen den beiden Reifeteilungen ein Ruhestadium vorhanden ist, in dem das accessorische Chromosom einen besonderen kleinen Kern bildet. Am allerschönsten aber zeigt das Gebilde wohl seine specifische Beschaffenheit während der synaptischen Stadien. Hier ist bereits für zahlreiche Objekte festgestellt, daß es sich stets anders verhält als die übrigen Chromosomen, z. B. seine kompakte Form beibehält und nicht in den Knäuel mit eintritt. Das nun folgende Bukettstadium scheint allerdings den Höhepunkt seiner morphologisch nachweisbaren Specifität zu kennzeichnen. Seine eigenartige Form wie Struktur, der zum Orientierungspol gesandte Faden, das Abströmen von Chromatinteilen ins Plasma, kurz alle die Erscheinungen, die im großen ganzen übereinstimmend von Wassilieff (1907), Davis (1908), Buchner (1909), Morse (1909) geschildert wurden. Was aber das Wichtigste ist, in diesem Stadium tritt mit völliger Klarheit auch eine microchemische Verschiedenheit des accessorischen Chromosoms von den andern auf. Buchner (1909) konnte auf das schönste zeigen, daß in diesem Stadium die Chromosomen eine auch sonst schon beobachtete Veränderung ihrer Färbbarkeit zeigen, die das accessorische Chromosom nicht mitmacht. Bei Anwendung der Obstschen Nucleolenfärbung werden die gewöhnlichen Chromosomen blaßrosa, während das accessorische sich durch tief violette Färbung aus dem Kern heraushebt. Endlich kommen dazu noch die merkwürdigen Beziehungen zu dem Nucleolus, die besonders von Wassilieff und Buchner eingehend beschrieben wurden. Alle diese Beobachtungen, die sich aus der Literatur über das accessorische Chromosom leicht noch um viele Details vermehren ließen, zeigen jedenfalls das eine sicher, daß das so bezeichnete Gebilde etwas von den andern Chromosomen specifisch Verschiedenes darstellt, nicht etwa nur ein andere Erbqualitäten enthaltendes Chromosom ist.

Nun wissen wir, daß dem einen accessorischen Chromosom im männlichen Geschlecht zwei im weiblichen entsprechen. Es ist daher auch ein logisches Postulat, daß auch diese zwei in gleicher Weise sich von den übrigen Chromosomen unterscheiden. Bis in die jüngste Zeit lagen dafür keinerlei Anhaltspunkte vor. Entweder wurde die Ovogenese bei Formen mit accessorischem Chromosom nicht mit untersucht bzw. nur soweit, als zur Feststellung der Normalzahl nötig war, oder aber, es wurden weiter keine Besonderheiten an ihren Chromosomen bemerkt. Durch die schönen Entdeckungen Buchners ist diese Lücke nun ausgefüllt. Er fand, daß bei *Gryllus* sich bereits in den Ovogonienteilungen ein Körper findet, der sich in der Kernruhe genau wie das accessorische Chromosom verhält, bei der Teilung, die zur Bildung von Ei- und Follikelzellen führt, aber

nur in eine Tochterzelle gelangt. Tritt dann die junge Ovocyte in Synapsis und Bukettstadium ein, so verhält sich der Körper wieder genau wie ein accessorisches Chromosom, er orientiert sich in der charakteristischen Keulenform zum Pol, vacuolisiert sich und bildet den Abströmungsfortsatz, so daß an der Homologie der beiden Bildungen kein Zweifel bestehen kann. Das einzige, was noch aussteht, ist der durch die Chromosomenzahlen zu führende direkte Beweis dafür, daß dieser Körper den beiden Partnern des accessorischen Chromosoms entspricht, wenn auch der indirekte Beweis schon an sich genügen kann. Für Säugetiere haben jüngst Winiwarter und Saintmont (1909) ganz ähnliches festgestellt, doch fehlt hier die genaue Kenntnis der Zahlenverhältnisse in beiden Geschlechtern, die eventuell eine Anwendung auf die Geschlechtsbestimmung ermöglichte.

Ist nun also nicht zu zweifeln, daß die accessorischen Chromosomen in Ovo- und Spermatogenese Bildungen sind, die morphologisch und auch chemisch von den übrigen Chromosomen verschieden sind, so frägt es sich noch, ob wir ein Recht haben, sie als trophochromatische Gebilde den idiochromatischen gegenüberzustellen. Es lassen sich in der Tat eine Anzahl Gründe zugunsten dieser Annahme beibringen. Zunächst das Verhalten in der Kernruhe, wo häufig die Trophochromosomen, wie wir sie jetzt der Einfachheit halber nennen wollen, keine Auflösung erfahren, sondern dicht der Kernmembran angeschmiegt liegen bleiben. In gleicher Lage und Aussehen, trifft man aber in Eizellen, die im Beginn der Wachstumsperiode stehen, das Trophochromatin an, das im Begriff steht, ins Plasma eliminiert zu werden (s. z. B. Moroff, 1909). Sodann deuten ja auch die häufig, besonders auch bei Hemipteren, beobachteten engen Wechselbeziehungen der Trophochromosomen zu den echten Nucleolen auf besonders enge Beziehungen zum Zellstoffwechsel, wie sie bei trophochromatischer Natur selbstverständlich sind. Am klarsten treten jene Beziehungen allerdings im Bukettstadium der Orthopteren hervor. Bekanntlich wird in diesem Stadium oft eine große Menge von Chromatin aus dem Kern ins Plasma eliminiert, wo es entweder zugrunde geht oder unter Veränderung seiner chemischen Beschaffenheit sich in Mitochondrien verwandelt (s. Goldschmidt, 1909). An der Abgabe des Chromatins, das natürlich als Trophochromatin zu bezeichnen ist, können sich alle Chromosomen beteiligen (s. z. B. die wundervollen Bilder von Jörgensen, 1910), bei denen dann nach unserer Auffassung die als Vorbereitung zu den Reifeteilungen notwendige reinliche Scheidung von Idio- und Trophochromatin stattfindet. Bei den Objekten mit Trophochromosom nun, bei denen das Verhalten in diesem Stadium genau untersucht wurde,

(Wassilieff, 1907), (Buchner, 1909) zeigte es sich, daß die gewöhnlichen Chromosomen, wenn überhaupt, so nur sehr wenig Substanz abgaben, daß das Trophochromosom aber in solcher Masse Chromatin ins Plasma abströmen läßt, daß es eine deutliche Verkleinerung und Strukturveränderung erfährt. Da es aber nach wie vor sich in gleicher Weise von den übrigen Chromosomen unterscheidet, so folgt, daß es zwar reichlich Trophochromatin abgibt, der restierende Teil aber immer noch aus solchem besteht. In diesem Zusammenhang läßt sich auch sein besonderes färberisches Verhalten heranziehen. Es zeichnet sich nämlich da, wo es besonders klar sich verfolgen läßt, wie bei den Orthopteren, durch eine exzessive Chromatizität aus. Aber gerade diese ist für das Trophochromatin besonders charakteristisch. Oben wurde schon Buchners Befund der starken Färbbarkeit des Trophochromosoms zu einer Zeit, wo sich die andern Chromosomen nicht chromatisch färben, erwähnt. Man vergleiche damit die Verhältnisse im Amphibien- oder Selachierei, wo sich während des großen Wachstums die eigentlichen Chromosomen kaum nachweisen lassen, während die peripher dem Kern anliegenden trophochromatischen Nucleolen so hervortreten, daß sie lange Zeit für das Wichtigste im Kern galten (s. Jörgensen, 1910). Es sei ferner daran erinnert, daß bei Eizellen, die einen echten Dotterkern besitzen, z. B. den Trematoden (s. Goldschmidt, 1905) dieser durch seine Färbbarkeit weit den Kern übertrifft; oder daß bei Eizellen, die sich durch besonderen Reichtum plasmatischen Trophochromatins auszeichnen, wie das Ascidienei (s. Schaxel, 1910), sich vor dessen chemischer Umwandlung bei der Dotterbildung bei Anwendung von Chromatinfarben das Plasma viel intensiver färbt als der Kern. Endlich sei hingewiesen auf das reinste Beispiel der Trennung von Idio- und Trophochromatin, die Infusorien, wo bekanntlich der trophochromatische Macronucleus sich durch seine starke Chromatizität vor dem idiochromatischen Micronucleus auszeichnet.

Endlich kann jetzt als wichtiges Argument für die trophochromatische Natur der accessorischen Chromosomen das merkwürdige Verhalten der *Dytiscus*-Ovogonien herangezogen werden, wie es von Giardina (1900) beschrieben und seitdem in allen wesentlichen Punkten von Debaisieux (1909) und Günthert (1910) bestätigt wurde. Bekanntlich ist dort außer den Chromosomen im Kern noch eine gewaltige Chromatinmasse vorhanden, die bei den Teilungen in Ovogonien und Follikelzellen sich als ein chromatischer Ring um die Spindel herumlegt, bei der Teilung dann hier nur in eine Tochterzelle gelangt und bei der Bildung des Ruhekerns manchmal zunächst einen eignen Kern bildet. Es kann keinem

Zweifel unterliegen, daß jener chromatische Ring das Trophochromatin darstellt, das die Eizelle für ihr gewaltiges Wachstum vor allem benötigt. Ich schloß schon 1904 aus diesem Grund auf eine Homologie mit dem accessorischen Chromosom. Die Richtigkeit meines Gedankengangs ist inzwischen in unerwarteter Weise durch Buchner bestätigt worden, der bei *Gryllus* einerseits die gleichen Verhältnisse wie bei *Dytiscus* fand, andrerseits beweisen konnte, daß jener trophochromatische Körper sich in früheren Stadien genau wie das Trophochromosom verhält.

Der wichtigste Einwand, der sich gegen die trophochromatische Natur der accessorischen Chromosomen machen ließe, ist zweifellos der, daß diese trotz aller Abweichungen doch eben den Charakter von Chromosomen haben, sich der Länge nach spalten, im Bukettstadium zum Pol orientieren, oft ja sogar überhaupt nicht von den andern Chromosomen zu unterscheiden sind. Ich glaube allerdings, daß dieser Einwand leicht widerlegt werden kann. Die Form des Chromosoms ist nicht etwas, was nur einer bestimmten Substanz wie dem Idiochromatin zukommt, sondern ist, wie es Fick (1905) nennen würde, eine Manövrierformation, die von den Substanzen eingenommen wird, die in der Mitose verteilt werden. Und so kann sie auch ebenso gut vom Trophochromatin angenommen werden. Wie richtig das ist, wird auf das schönste durch ein Beispiel aus der Protozoenkunde bewiesen. Es hat immer großes Aufsehen erregt, daß so einfach organisierte Wesen wie die Radiolarien bei ihrer Teilung Tausende von Chromosomen ausbilden und man hat diese Tatsache oft gegen die Qualitätenträgernatur des Chromosoms ausgespielt, auch andre Hypothesen darauf aufgebaut. Erst in jüngster Zeit hat Hartmann (1909) die richtige Deutung der Tatsachen gefunden. Die Radiolarien besitzen das, was Hartmann polyenergide Kerne genannt hat; bei ihnen bilden sich noch innerhalb des Primärkerns die Tausende von Sekundärkernen aus, die später die Gametenkerne liefern. Bei deren Teilung tritt dann die wirkliche, sehr niedrige Chromosomenzahl auf. Wenn sich nun ein Primärkern teilt, so nehmen die in ihm enthaltenen Sekundärkerne Chromosomenform an und werden in diesem Zustande verteilt. Die betreffenden »Chromosomen« sind also nichts als Teilungsformationen ganzer Kerne. Auf das accessorische Chromosom übertragen besagt dies also, daß wir auch dort das Recht haben, uns nicht weiter an seiner Chromosomenform zu stoßen: sie ist seine Teilungsformation, die nichts über die stoffliche Zusammensetzung besagt. Man denke auch daran, daß alle Übergänge von dem vom Chromosom nicht zu unterscheidenden Gebilde bis zu dem Chromatinring des *Dytiscus* existieren,

und daß »das accessorische Chromosom« ja auch in Form von mehreren einzelnen Chromosomen (PAYNE, 1909) auftreten kann.

Noch eine andre Schwierigkeit ließe sich in folgendem finden. Es ist wohl als sicher zu betrachten, daß sich in dem Kern einer jeden Eizelle, die noch eine starke Funktion der Dotterbildung zu erfüllen hat, wie etwa beim Insekten- oder Amphibienei, Trophochromatin findet. Man sollte also dann erwarten, daß hier in den Ovogonienteilungen auch jene Substanz als Chromosom verteilt würde, so daß, wenn kein accessorisches Chromosom später vorhanden ist, doch die Ovogonien ein solches besitzen müßten. Diese Erwartung scheint mir aber nicht richtig zu sein. In gewöhnlichen somatischen Mitosen dürfte das Trophochromatin ebenso wie das Idiochromatin im Rahmen der gewöhnlichen Chromosomen verteilt werden. Denn wir wissen, daß im Bukettstadium sämtliche Chromosomen Trophochromatin abgeben, es somit enthalten müssen. Es ist viel wahrscheinlicher, daß das Trophochromatin nur dann in der Mitose als eigene Formation auftritt, wenn ein besonderer Verteilungsmodus bezweckt ist. Bei *Dytiscus* ist dies der Fall, indem die Follikelzellen nichts davon mitbekommen und bei dem Trophochromosom ebenfalls, da es in einer Reifeteilung nur in eine Zelle gelangt. Daß dann in der Ovogenese das Trophochromosom so viel intensiver in Erscheinung tritt als in der Spermatogenese, wie der Fall *Gryllus* zeigt, kommt aber nur daher, daß es ja auch das ganze zur Dotterbildung mit benötigte Trophochromatin enthält, also direkt im Leben der Eizelle schon eine Rolle spielt, während es in der Spermatogenese im wesentlichen für seine Funktion bei der Befruchtung reserviert bleibt.

Wir glauben somit zu der Annahme berechtigt zu sein, daß die chromatischen Bestandteile der Zelle, die als accessorische Chromosomen, Heterochromosomen, Trophochromosomen bezeichnet werden, aus einem Material bestehen, welches von dem Vererbungschromatin oder Idiochromatin der Zelle verschieden ist, ihm als Trophochromatin gegenübersteht. Nun steht es wohl fest, daß die Trophochromosomen in einer festen Beziehung zur Bestimmung des Geschlechts stehen und so erhebt sich die Frage, in welcher Weise wir uns eine Einwirkung trophochromatischer Substanz auf die Geschlechtsbestimmung vorstellen können. Die allbekannten Tatsachen zeigen, daß im weiblichen Geschlecht ein Chromosom mehr vorhanden ist. Wenn also solche Beziehungen bestehen, so besagt das, daß das weibliche Geschlecht in bezug auf trophochromatischen Besitz besser ausgerüstet ist als das männliche. Es ist ja nun eine alte Anschauung, daß das männliche Geschlecht ein Produkt kümmerlicher Bedingungen ist. Wenn wir sie uns zu eigen machen, so könnten wir die cellulären

Ursachen dafür in einer solchen trophochromatischen Differenz sehen. Wenn wir uns z. B. vorstellen, daß das Trophochromatin eine Substanz darstellt, aus der Fermente hervorgehen, die für die Entwicklung wie den gesamten Stoffwechsel eine große Bedeutung haben, dann hätte eben das mit größeren Trophochromatinquanten ausgestattete Weibchen einen vollkommeneren Stoffwechsel, als das schlechter bedachte Männchen und in dieser Richtung wäre dann die Bedeutung der Trophochromosomen für die Geschlechtsbestimmung zu suchen. Diese Annahme hebt uns von vornherein nun über eine Schwierigkeit hinweg, die allen Betrachtungen quantitativer Natur über die Trophochromosomen anhaftet. Sie beruht darin, daß die geschlechtsbestimmende Funktion bald an ein winziges Körnchen, bald an mehrere Chromosomen, bald an ein solches von riesiger Größe gebunden sein soll. Handelt es sich aber um fermentative Prozesse, so spielt natürlich das sichtbare Quantum keine Rolle und alle diese individuellen Verschiedenheiten sind für das Prinzip belanglos.

Es besteht nun aber die Frage, ob wir irgendwelchen tatsächlichen Anhaltepunkt dafür haben, daß trophochromatische Substanzen bei der Entwicklung von Organismen mit Trophochromosom eine Rolle spielen. Und das ist in der Tat der Fall. Die überwiegende Mehrzahl solcher Organismen sind ja Insekten, deren Entwicklung dadurch charakterisiert ist, daß gewaltige Dottermassen zu bewältigen sind. Die Annahme liegt also nahe, daß hier der für das künftige Geschlecht entscheidende Punkt liegt, nämlich die mehr oder minder intensive Ausnutzung des Dottermaterials. Nun gibt es einige Angaben, aus denen hervorgeht, daß in der Tat die Bewältigung des Dotters ein Prozeß ist, der zu wesentlichen Teilen trophochromatischen Substanzen zufällt. FRIEDERICHS (1906) hat ausführlich geschildert, wie bei der Käferentwicklung (*Donacia*) zur Zeit der Dotterresorption aus den Kernen vorwiegend der Geschlechtszellen Bildungen hervorgehen, die er als Paracytoide bezeichnet und mit dem Trophochromatin identifiziert. Sie gelangen in den Dotter und spielen sichtlich eine Rolle bei dessen Verflüssigung. Es wäre natürlich nun noch der Beweis zu erbringen, daß die Paracytoidbildung in beiden Geschlechtern quantitativ verschieden ist, was allerdings nicht so leicht ist. Als weiteren Beleg möchte ich hier die interessanten Beobachtungen anführen, die KAHLE (1908) bei der Entwicklung der Cecidomyiden machte. Er stellte fest, daß alle somatischen Zellen eine merkwürdige Chromatindiminution durchmachen, indem während der Mitose große Teile der Chromosomen ausgestoßen werden. Sie liegen dann im Dotter, wo sie degenerieren. Nichts liegt natürlich näher, als eine Anteilnahme an dessen chemischer Umwandlung. KAHLE weist auch darauf hin, daß seine

Chromatinreste eine große Ähnlichkeit mit den Paracyten von Heymons besitzen, so daß man annehmen kann, daß allen Insekten etwas prinzipiell Ähnliches zukommt. Auch hier ist eine Beziehung zu den Geschlechtern nicht festgestellt, da es sich bloß um paedogenetische Larven handelt. Es wäre sehr interessant, zum Vergleich auch die Geschlechtsgeneration zu untersuchen.

Wenn es also sehr wahrscheinlich ist, daß Trophochromatin bei der Entwicklung, besonders der Dotterbewältigung der Insekteneier eine große Rolle spielt, so ist der Schluß wohl berechtigt, die Quantität an dieser wichtigen Substanz auf die Quantität des bei der Befruchtung mitgegebenen Trophochromatins, d. h. der Trophochromosomen zu beziehen. Aber dies kann natürlich nur für jene Formen gelten, die solche Chromosomen besitzen. Es ist aber andrerseits nicht einzusehen, warum ein Prozeß wie die Geschlechtsbestimmung, wenn er wirklich hier auf so einfachen quantitativ-chemischen Vorgängen beruhen sollte, bei andern Objekten andre Grundlagen haben sollte. Es fragt sich also, ob das Prinzip auch auf andre Fälle anwendbar ist, ob es etwa sich als ein Prinzip allgemeinerer Natur erkennen läßt, das nur in verschiedener Weise zum Ausdruck kommt. Die Anschauung wäre dann die, daß für die Bestimmung des Geschlechts ganz allgemein trophochromatische Differenzen der Zellen maßgebend sind. An welchem Punkt der Entwicklung sie sich äußern, wie sie morphologisch in Erscheinung treten und wie sie mit der Fortpflanzungsbiologie der einzelnen Tierformen zusammenhängen, könnte sehr verschieden sein. Ihr Ausdruck in Form der Trophochromosomen z. B. stellte nur einen Spezialfall dar. Betrachten wir nun einmal die Erscheinungen von diesem Gesichtspunkt aus.

Da sind denn von vornherein zwei grundverschiedene Möglichkeiten gegeben. Entweder beziehen sich jene trophochromatischen Differenzen auf alle Zellen des Organismus; es sind also sämtliche Zellen männlicher oder weiblicher Natur, trophochromatisch unvollkommen oder vollkommen. Welches von beiden der Fall ist, wird spätestens bei der Befruchtung, syngam, entschieden, eine nachherige Verschiebung ist normalerweise nicht mehr möglich. Solche Organismen sind also von Anfang der Entwicklung an geschlechtlich determiniert. Als Beispiel wären die Insekten vor allem anzuführen, denn wie die bekannten Kastrations- und Transplantationsversuche von Oudemans, Meisenheimer u. a. zeigen, werden die sekundären Geschlechtsmerkmale durch Abwesenheit der Gonaden oder Anwesenheit derer des andern Geschlechts in keiner Weise beeinflußt. Innerhalb dieser Gruppe von Organismen können wir uns nun die supponierten trophochromatischen Differenzen, auf verschiedene

Weise zustande kommend, denken. Da die Entscheidung bei der Befruchtung fällt, so könnte sie sowohl durch das Spermatozoon wie das Ei herbeigeführt werden. Der erstere Fall wäre vor allem bei den Objekten gegeben, die den Ausgangspunkt dieser Betrachtungen bilden, bei denen zwei verschiedene Spermienarten vorkommen, die sich unsrer Auffassung nach durch verschiedenen Gehalt an trophochromatischer Substanz unterscheiden. Wir können uns aber auch ganz gut vorstellen, daß eine derartige quantitativ verschiedene Versorgung des Eies mit trophochromatischem Material bei der Befruchtung auf andre Weise bewirkt werden kann. Als eine solche erscheint mir die Mehrfachbefruchtung. Wenn sowohl Eier wie Spermatozoen in trophochromatischer Beziehung völlig gleichwertig sind, so könnte eine Verschiedenheit bei der Befruchtung so erzielt werden, daß in einem Fall ein, im andern mehrere Spermien in das Ei eindringen, von denen nur eines die Befruchtung ausübt, während die andern der Eizelle nur trophochromatisches Material zuführen. Sind nun irgendwelche Anhaltepunkte vorhanden, daß etwas derartiges wirklich vorkommt?

An der Tatsache selbst ist bekanntlich nicht im geringsten zu zweifeln. Die zahlreichen Beobachtungen über physiologische Polyspermie bei Wirbellosen wie Wirbeltieren zeigen, daß überzählige Spermatozoen, die ins Ei eindringen, dort noch eine bestimmte Funktion ausüben können, und zwar ist diese Funktion eine ausgesprochen trophische. Denn wenn die überzähligen Spermien der Selachier (Rückert, 1899) sich in Merocytenkerne umwandeln und die durch Rückerts Untersuchungen so bekannt gewordenen Schicksale erfahren, so kann wohl kein Zweifel darüber herrschen, daß sie bei Bewältigung des Dotters eine specifische trophochromatische Funktion ausüben. Bonnevie (1907), die einen merkwürdigen Fall physiologischer Polyspermie bei Bryozoen fand, weist direkt darauf hin, daß die überzähligen Spermatozoen funktionell einem Chromidialapparat gleichzusetzen seien, indem sie der Eizelle das zu ihren Leistungen notwendige Trophochromatin zuführen. Nun soll damit durchaus nicht gesagt sein, daß gerade in diesen Fällen durch das Maß der Polyspermie das Geschlecht bedingt werde. Indem sie aber zeigen, daß bei Polyspermie höhere trophische Leistungen, z. B. der Dotterbewältigung erzielt werden können, was nach unsren Annahmen das weibliche Geschlecht hervorriefe, weisen sie auf die Möglichkeit hin, daß auf diesem Wege vielleicht auch irgendwo im Tierreich die Geschlechtsbestimmung ausgeübt werden könne. Ich zweifle auch nicht daran, daß es derartige Formen gibt und zwar möchte ich sie bei denjenigen Tieren suchen, die einen sichtbaren Spermatozoendimorphismus besitzen, nämlich

neben den gewöhnlichen eupyrenen Spermien auch oligo- und apyrene. Bekanntlich ist es bisher noch nicht gelungen, über die Bedeutung dieses Dimorphismus, besonders bei Mollusken und Insekten, ins klare zu kommen. Weiß man doch nicht einmal, ob beide Arten in das Ei eindringen. Natürlich hat man nun auch versucht, den Dimorphismus der Spermien mit der Geschlechtsbestimmung in Zusammenhang zu bringen. So stellt sich R. Hertwig (1908) vor, daß aus Eiern, die mit eupyrenen Spermien befruchtet werden, Weibchen entstehen, aus den mit oligo- oder apyrenen befruchteten Männchen. Wenn wir nun aber versuchen wollen, unsern obigen Gedankengang auf diese Fälle anzuwenden, so müßten wir von der Tatsache ausgehen, daß die oligo- und apyrenen Spermien wenig oder nichts von dem Idiochromatin, das sonst im Spermienkopf lokalisiert ist, besitzen. Alle übrigen Bestandteile der Spermie kommen ihnen aber zu, vor allem die großen Mitochondrienmassen, die in das Mittelstück eingehen. Ich vertrete nun seit langem die Anschauung, daß diese Mitochondrien zwar nicht Trophochromatin sind, aber aus solchem hervorgehen und halte es daher für möglich, daß in diesen Teilen der oligo- und apyrenen Spermien trophochromatische Funktionen lokalisiert sind. Ist dem aber so, dann ist ihre Bedeutung für die Geschlechtsbestimmung folgendermaßen vorzustellen. Die Eier der Formen mit Spermiendimorphismus werden stets und ausnahmslos von einem eupyrenen Spermium befruchtet. Außerdem können aber auch von den oligo- oder apyrenen »Trophospermien« in das Ei eindringen. In dem Falle der einfachen normalen Befruchtung würde ein männliches Individuum entstehen, im Falle der Doppelbefruchtung mit einem gewöhnlichen und mehreren Trophospermien entstände ein Weibchen. Denn die Funktion der letzteren wäre so zu denken, daß sie ihre trophochromatischen Bestandteile, die Mitochondrien ins Ei entleeren, wo sie dessen trophische Funktionen erhöhen. Die Erforschung der tatsächlichen Verhältnisse wäre von größtem Interesse und ein guter Prüfstein für den Wert unsrer Hypothese.

In diesem Zusammenhang muß nun auch der berühmte und so viel diskutierte Fall der Biene besprochen werden. Trotz aller biologischen und morphologischen Forschungen kann die Frage immer noch nicht als entschieden gelten, ob Drohnen nur aus unbefruchteten Eiern und Weibchen aus befruchteten entstehen. Fest steht nur, daß aus sicher unbefruchteten Eiern sich Drohnen entwickeln, nicht aber, ob sie sich nicht auch aus befruchteten entwickeln können. Ich selbst glaube nun aus hier nicht zu erörternden Gründen — ich hoffe darauf in ganz anderm Zusammenhang zurückzukommen —, daß die Minorität der Forscher,

die annehmen, daß auch befruchtete Eier Drohnen liefern können, im Recht ist. Wenn das der Fall ist, wie liegen dann die cytologischen Verhältnisse für die Geschlechtsbestimmung? Ich möchte sie in folgender Richtung suchen: Henking (1890) hat für eine ganze Reihe von Insekten den Beweis erbracht, daß normalerweise bei ihnen eine Polyspermie vorkommt. Nun scheint dies bei der Biene auch der Fall zu sein, wenigstens gibt Siebold an, daß in befruchteten Bieneneiern in der Regel mehrere Spermatozoen vorkommen. Mordwilko (1907) spricht nun die Idee aus, daß diese Polyspermie vielleicht für die Geschlechtsbestimmung in Betracht kommen könne, indem die überschüssigen Spermatozoen zur Vermehrung des Nährmaterials im Ei dienen oder auf irgendeine andre Weise eine beträchtliche Störung des partiellen Gleichgewichts im Ei hervorrufen. Es scheint mir nun sehr möglich, daß hier in der Tat der Schlüssel zum Bienenproblem liegt. Um weibliche Individuen zu erzeugen, ist ein Überschuß von Trophochromatin nötig, der durch überzählige Spermatozoen dem Ei zugeführt wird. Es würden also aus trophochromatisch ungenügenden Eiern, d. h. unbefruchteten oder normal, aber nur monosperm befruchteten, Drohnen entstehen und nur aus physiologisch polyspermen Weibchen. Ist diese Annahme richtig, so beseitigt sie alle Schwierigkeiten, die der Dzierzonschen Lehre entgegenstehen.

In allen bisher beobachteten Fällen hatten wir supponiert, daß die geschlechtsbestimmenden trophochromatischen Differenzen durch das Spermatozoon in die Zygote eingeführt werden. Es ist aber durchaus nicht notwendig, daß das immer der Fall sei, vielmehr kann es und muß es auch Fälle geben, in denen das Ei die Bestimmung allein ausführt. In diesem Fall gäbe es also trophochromatisch reichere Eier, die somit weiblich determiniert sind und ärmere mit männlicher Richtung. Daß es wirklich derartig determinierte Eier gibt, wie z. B. bei *Dinophilus*, ist ja allbekannt. Es fragt sich nur, ob Anhaltepunkte dafür vorliegen, daß in solchen Fällen trophochromatische Differenzen vorhanden sind. Für einen Fall ist das in der Tat sehr wahrscheinlich gemacht, nämlich für *Dinophilus*. In dessen Ovogenese finden, wie v. Malsen (1906) zeigte, ausgedehnte Zellverschmelzungen statt, bei denen natürlich der zur Entwicklung gelangenden Eizelle die gesamten Trophochromatinbestände der andern zugeführt werden. Die großen, weiblich determinierten Eier sind also sicher auch die trophochromatisch reicheren, die kleinen Männcheneier die ärmeren. Es scheint nun, daß entsprechende Vorgänge eine ziemlich weite Verbreitung haben, wenn man alle die Angaben über das Aufzehren von »Nährzellen« durch Eizellen bei Arthropoden und Würmern berücksichtigt. Als besonders interessant ist dem die Erscheinung an-

zuschließen, die Buchner (1910) als Trophospermie bezeichnet, nämlich die Charakterisierung der Keimbahnelemente durch von außen in die Urgeschlechtszellen gelangte chromatische Elemente, eine Erscheinung, die er selbst bei *Sagitta* im Detail verfolgt und die nach den beigebrachten Literaturangaben nicht selten zu sein scheint. Für diese, wie die vorher erwähnten Zellverschmelzungen liegen allerdings bisher noch keine genügend handgreiflichen Beziehungen zur Geschlechtsbestimmung vor. Da es sich aber stets um die Schaffung eines trophochromatischen Apparats für die Geschlechtszellen handelt, so darf die Vermutung wohl ausgesprochen werden, daß hier die Möglichkeit einer Geschlechtsbestimmung von der Eizelle aus vorliegt.

Natürlich läßt sich für letztere Eventualität, analog den Verhältnissen bei Bestimmung durch das Spermatozoon auch der Fall denken, daß das Ei das Geschlecht mittels specifischer Trophochromosomen bestimmt. Und zwar ist die Möglichkeit gegeben, daß ausschließlich das Ei in Betracht kommt, wenn nur ihm solche Chromosomen zukommen, wie es Baltzer (1909) für das Seeigelei wahrscheinlich machte. Oder aber das Ei kann allein die Regulation vornehmen, das Spermatozoon aber kann ebenfalls teilnehmen. Eine solche Einrichtung wäre z. B. bei Aphiden zu fordern. Das Spermatozoon besitzt stets ein Trophochromosom (v. Baehr, Stevens, Morgan), die Befruchtung liefert also Weibchen. Das Ei besitzt den Partner dazu, den es nach Morgan bei der Reifeteilung behalten oder entfernen kann. Dadurch kann das Ei im Fall der Parthenogenese während der Reifeteilung über das Geschlecht entscheiden, indem es sein Trophochromatin abgibt oder behält. Eine derartige Annahme würde dann auch den Fällen fakultativer Parthenogenese, z. B. bei Schmetterlingen gerecht werden, in denen parthenogenetisch beide Geschlechter in normaler Proportion erzeugt werden.

Die vorstehend skizzierten Möglichkeiten sind sämtlich dadurch zusammengehörig, daß spätestens im Moment der Befruchtung das Geschlecht der neuen Generation festgelegt ist und daß das Geschlecht, da durch trophochromatische Differenzen in der befruchteten Eizelle bedingt, sämtlichen von ihr abstammenden Körperzellen aufgeprägt ist. Es ist aber auch noch eine zweite Möglichkeit vorhanden und zweifellos auch in der Natur realisiert. Es könnte sein, daß in der befruchteten Eizelle noch keinerlei Differenzen vorhanden sind und der sich entwickelnde Organismus geschlechtlich indifferent ist und zwar bis zum Moment der Ausbildung der Gonaden. Erst wenn sich die Geschlechtszellen aus noch völlig indifferenten Körperzellen in einem solchen Organismus entwickeln, entscheiden innere oder äußere Faktoren darüber,

ob sie weibliche oder männliche Richtung nehmen. Solche Organismen sind als Tiere geschlechtslos; könnte man einen Teil ihres Körpers regenerieren lassen, so hätte er die Fähigkeit, die Gonaden jedes Geschlechts zu erzeugen. In bezug auf ihre Gonaden sind sie natürlich männlich, weiblich, protandrisch, protogyn oder Zwitter. Wo müßte man nun bei derartigen Organismen die Ursachen für die Bildung von Geschlechtszellen eines bestimmten Geschlechts suchen? In den vorher besprochenen Fällen nehmen wir an, daß trophochromatische, d. h. in letzter Linie Stoffwechseldifferenzen in bezug auf den gesamten Organismus diesem das Geschlecht aufzwangen. Und so müssen wir uns denn auch analoge Ursachen für die Fälle dieser andern Kategorie vorstellen. Wir müssen annehmen, daß die trophochromatischen Differenzen, die dort mit der Befruchtung festgelegt sind, hier erst an den indifferenten Urgeschlechtszellen ausgebildet werden. Eine Urgeschlechtszelle erreicht gewissermaßen einen Punkt, an dem sie sich entscheiden muß, ob sie nach männlicher oder weiblicher Richtung weitergehen will. Ihre Entscheidung wird aber bedingt durch ihre allgemeine Stoffwechselsituation. Ist sie eine solche, daß sie quantitativ der entspricht, die wir in jenen andern Fällen als trophochromatischen Reichtum bezeichneten, so entwickelt sie sich weiblich weiter und umgekehrt männlich. Es ist also wohlverstanden in diesem Fall nicht eine trophochromatische Differenz der Urgeschlechtszellen selbst in Betracht kommend, sondern eine günstige oder ungünstige Stoffwechselsituation, wie sie in den Fällen der syngamen Determination den Geschlechtszellen durch den trophochromatischen Zustand des ganzen Organismus geboten wird. Wodurch in diesen Fällen hier jener Zustand hervorgerufen wird, ist eine weitere Frage. Wir können uns dafür viele Ursachen denken. Zum Beispiel kann die Lage der betreffenden Zellen zum ernährenden Säftestrom des Organismus maßgebend sein. R. Hertwig hat darauf hingewiesen, daß der Hermaphroditismus der Sagitten vielleicht seine Erklärung in der Lage der weiblichen bzw. männlichen Gonaden nahe oder fern vom Darm findet. In der Tat dürften derartige Dinge entscheidend sein. So behauptet Ancel (1903), daß die Bildung der Eier in den Zwitterdrüsen von *Helix* durch die Anwesenheit von Nährzellen bedingt werde. Aus all dem geht aber hervor, daß hier die Objekte auch gegeben sind, bei denen eine experimentelle Beeinflussung des Geschlechts möglich ist. Denn die Stoffwechselsituation indifferenter Zellen zu verschieben, dürfte wohl im Bereich der Möglichkeit liegen. Vielleicht gibt eine Angabe von Braem (1893) einen Fingerzeig, der einer weiblichen *Ophryotrocha* die Geschlechtssegmente abschnitt und männliche regenerieren sah. An dieser Stelle ist

denn auch, glaube ich, der Punkt gegeben, wo R. Hertwigs Kernplasmarelationslehre für das Geschlechtsproblem bedeutungsvoll sein kann; denn die Entscheidung darüber, welche Richtung eine noch indifferente Urgeschlechtszelle in ihrer Entwicklung nehmen wird, steht sicher in engstem Zusammenhang mit diesem Prinzip. Hertwigs eigene Experimentalstudien werden wohl diesen Punkt gerade beleuchten, da sichtlich die Amphibien dieser zweiten Klasse von Organismen angehören.

Sollte es nun ausgeschlossen sein, bei der ersten Gruppe der syngam determinierten Organismen das Geschlecht experimentell zu beeinflussen? Daß es äußerst schwierig ist, unterliegt keinem Zweifel. Die Möglichkeit aber können wir uns vorstellen, und zwar müßte der Weg ungefähr der sein, den Russo (1909) einzuschlagen versuchte, der durch Lezithineinspritzung weibliche Determination hervorgerufen haben will. Wenn auch seine Resultate bestritten werden, so ist, glaube ich, der Gedankengang der richtige. Wenn es gelingt, in Geschlechtszellen Substanzen einzuführen, die die unbekannte Wirkung des Trophochromatins unterstützen, was von einem zu dem Chromatin in so engen Beziehungen stehenden Körper wie dem Lezithin denkbar ist, so müßte es auch möglich sein, eine Verschiebung, wenigstens nach der weiblichen Seite, zu erzielen. Dann wäre in letzter Linie die Geschlechtsbestimmung auch ein Problem der physiologischen Chemie.

Ich bin mir des hypothetischen Charakters der vorstehenden Ausführungen wohl bewußt. Trotzdem glaube ich, daß es einen gewissen Wert hat, zu versuchen, komplexe Erscheinungen unter einheitliche Gesichtspunkte zu subsumieren, andrerseits aber zu zeigen, daß ein einheitliches Prinzip sehr reichen Spielraum in seiner Anwendung lassen kann und dadurch einseitigem Schematismus entgegenzutreten.

Zitierte Literatur.

Ancel, P. (1903). Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia. Arch. Biol. Vol. XIX.

v. Baehr, W. B. (1909). Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von Aphis saliceti mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Arch. f. Zellf. Bd. III.

Baltzer, F. (1909). Die Chromosomen von Strongylocentrotus lividus und Echinus microtuberculatus. Arch. f. Zellf. Bd. II.

Bonnevie, K. (1907). Untersuchungen über Keimzellen. 2. Physiologische Polyspermie bei Bryozoen. Jena. Ztschr. Naturw. Bd. XLII.

Boveri, Th. (1905). Zellenstudien. 5. Jena 1905.

—— (1907). Zellenstudien. 6. Jena 1907.

Boveri, Th. (1908). Über Beziehungen des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung. Sitzber. Physik. Med. Ges. Würzburg. Jahrg. 1908/09.

Braem, F. (1893). Zur Entwicklungsgeschichte von Ophryotrocha puerilis. Z. wiss. Zool. Bd. LVII.

Brunelli. G. (1909). La spermatogenesi del Gryllus desertus Pall. Atti. R. Accad. Lincei. Ser. 5a. Vol. VII.

Buchner, P. (1909). Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren. Arch. f. Zellf. Bd. III.

—— (1910). Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten in Reifung, Befruchtung, Keimbahn, Ovogenese u. Spermatogenese. Festschr. f. Richard Hertwig. 1910.

Davis, H. S. (1908). Spermatogenesis in Acrididae and Locustidae. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard. Vol. LIII.

Debaisieux, P. (1909). Les débuts de l'ovogénèse dans le Dytiscus marginalis. La Cellule. Tom. XXV.

Fick, R. (1905). Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. Anat. Phys. (Anat.) Suppl.

Friederichs, K. (1906). Untersuchungen über die Entstehung der Keimblätter und Bildung des Mitteldarms bei Käfern. Nova Acta. Bd. LXXXV.

Giardina, A. (1900). Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Intern. Monatsschr. anat. Physiol.

Goldschmidt, R. (1904 a). Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. (Anat.). Bd. XXI.

—— (1904 b). Die Chromidien der Protozoen. Arch. Protistenk. Bd. V.

—— (1905). Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus Lst. Zool. Jahrb. (An.). Bd. XXI.

—— (1910). Das Skelett der Muskelzelle von Ascaris. Arch. f. Zellf. Bd. IV.

Günthert, Th. (1910). Die Eibildung der Dytisciden. Zool. Jahrb. Bd. XXX.

Hartmann, M. (1909). Polyenergide Kerne. Biol. Centralbl. Bd. XXIX.

Henking. (1890—92). Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Ztschr. wiss. Zool. Bd. XLIX, LI, LIV.

Hertwig, R. (1905—07). Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhandlg. deutsch. zool. Ges. 1905, 1906, 1907.

—— (1908). Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. Zellf. Bd. I.

Jörgensen, W. (1910). Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockeies von Proteus anguineus (Grottenolm). Festschr. z. 60. Geburtstag v. Richard Hertwig.

Kahle, W. (1908). Die Paedogonesis der Cecidomyiden. Zoologica. Bd. XXV.

v. Malsen, H. (1906). Geschlechtsbestimmende Einflüsse und Eibildung des Dinophilus apatris. Arch. mikr. An. Bd. LXIX.

Montgomery, Th. jun. (1901). A study of the chromosomes of the germ-cells of metazoa. Trans. Amer. Phil. soc. Vol. XX.

—— (1906). Chromosomes in the spermatogenesis of the Hemiptera heteroptera. Ibid. Vol. XXI.

Mordwilko, A. (1907). Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse Aphididae Passerini. Biol. Centralbl. Bd. XXVII.

Morgan, Th. H. (1909). A Biological and Cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids. Journ. Exp. Zool. Vol. VII.

Moroff, Th. (1909). Oogenetische Studien. Arch. f. Zellf. Bd. II.

MORSE, M. (1909). The nuclear components of the sex cells of four species of cockroaches. Arch. f. Zellf. Vol. III.

PAYNE, F. (1909). Some new Types of Chromosome distribution and their relation to sex. Biol. Bull. Vol. XVI.

RÜCKERT, J. (1892). Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz. Bd. VII.

— (1899). Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier. Festschr. f. C. v. KUPFER. 1899.

RUSSO, A. (1909). Studien über die Bestimmung des weiblichen Geschlechts. Jena 1909.

SCHAUDINN, F. (1903). Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt. Bd. XIX.

SINÉTY, R. DE. (1902). Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. La Cellule. Tom. XIX.

SCHAXEL, J. (1910). Die Morphologie des Eiwachstums und der Follikelbildungen bei den Ascidien. Arch. f. Zellf. Bd. IV.

STEVENS, N. M. (1909). An unpaired heterochromosome in the aphids. Journ. Exp. Zool. Vol. VI.

SUTTON, W. S. (1900). The spermatogonial divisions in Brachystola magna. Bull. Univ. Kansas. Vol. I.

WASSILIEFF, A. (1907). Die Spermatogenese von Blatta germanica. Arch. mikr. Anat. Bd. LXX.

WILSON, E. B. (1906). Studies on chromosomes. III. Journ. exper. Zool. Vol. III.

— (1910). The chromosomes in relation to the determination of sex. Science Progress. Nr. 16.

WINIWARTER, H. DE et SAINTMONT, G. (1909). Nouvelles recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères. Arch. Biol. Tom. XXIV.

Nouvelles recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales.

Par

J. Duesberg,

chef des travaux à l'Institut d'Anatomie de l'Université de Liège.

Avec 10 figures dans le texte et planches III—IV.

Table des Matières.

I. Matériel et technique.

Les observations que je publie dans le présent travail ont porté sur les cellules sexuelles mâles de 4 espèces d'Insectes: *Blaps* (sp. ?), *Blatta germanica*, *Vespa crabro* et *Gryllotalpa vulgaris;* d'un Amphibien, *Triton cristatus* et d'un Mammifère, *Cavia cobaya.* J'ai étudié d'une manière complète l'évolution de l'appareil mitochondrial des cellules séminales de *Blaps*, de *Blatta germanica* et du cobaye. Pour *Vespa crabro*, je me suis borné à compléter la description de Meves et Duesberg (1908), en donnant quelques stades de l'évolution du Nebenkern au cours de la spermiogenèse. Enfin, mes recherches sur *Triton* et *Gryllotalpa* se réduisent à l'observation du sort des chondriosomes dans les spermatogonies.

Les testicules de *Blaps* furent fixés et montés par Monsieur le Professeur Benda; les coupes furent colorées pendant un séjour que je fis en 1906 dans son laboratoire. Je remplis un devoir agréable en exprimant à Monsieur le Professeur Benda ma très sincère reconnaissance pour l'amabilité avec laquelle il a bien voulu me confier son excellent matériel et m'autoriser à publier des observations sur ce remarquable objet. Les coupes que j'ai eues à ma disposition étaient particulièrement heureuses et renfermaient tous les stades de l'évolution des cellules séminales dans un parfait état de conservation.

Les testicules de *Vespa crabro* et de *Gryllotalpa vulgaris* furent recueillis sous la direction de Monsieur le Professeur Meves pendant mon séjour à Kiel (1906), et fixés d'après la méthode originale de Benda (liquide de Flemming, traitement ultérieur par le mélange d'acide chromique à 1% et d'acide pyroligneux, puis par le bichromate de potasse à 2%). Le matériel de *Vespa* est celui qui nous avait déjà servi pour l'étude des divisions des spermatocytes (Meves et Duesberg, 1908).

Blatta germanica est un insecte assez commun chez nous; je m'en suis procuré un grand nombre d'exemplaires, grâce à l'obligeance de Monsieur Gérard-Filot, entomologiste à Liège, pendant l'année 1909. Les testicules de cette espèce, dont les rapports ont été parfaitement déterminés par von la Valette St. George (1886), furent disséqués sous le binoculaire et fixés par le liquide de Flemming modifié (formule de Meves, 1908): ils présentent pendant l'année entière tous les stades de la spermatogenèse.

C'est également dans le courant de l'année dernière que je me suis procuré du matériel de *Triton* et de *Cobaye*, qui fut traité lui aussi par le liquide de Flemming modifié par Meves.

Pour la c o l o r a t i o n des coupes, faites à 5 μ dans la paraffine, j'ai employé l'hématoxyline ferrique, ainsi que la méthode de Benda, sur la description de laquelle il me paraît inutile de revenir (cf. Meves et Duesberg, 1908, et Duesberg, 1910, 2)[1]).

---

[1]) Je me permettrai cependant à propos de cette méthode deux remarques, dont l'une m'est suggérée par un travail de Gérard (1909), l'autre par un travail de Oettinger (1909).

Gérard écrit page 558: «Pour l'étude des mitochondries, nous avons eu recours à la méthode de Benda, modifiée par Meves et Duesberg.» Il y a là une erreur que je crois devoir relever: les modifications, très importantes, que nous avons publiées, ont été imaginées par Benda, et non par nous, ainsi qu'il résulte d'ailleurs du texte de notre travail.

Quant à Oettinger, il aurait obtenu par le procédé de Benda des préparations excellentes, mais peu durables. Je ne puis m'expliquer ce résultat que par un défaut

II. Partie descriptive.

1. Blatta germanica.

Le but de ces recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales était avant tout de vérifier l'exactitude des observations de Wassilieff (1907) et de soumettre à une critique basée sur une connaissance personnelle de l'objet, ses conclusions sur la nature des chondriosomes et le sort du corps mitochondrial de la spermatide. Ces conclusions, on peut les résumer de la façon suivante: 1) les chondriosomes ne sont pas des éléments protoplasmiques, mais tirent leur origine du noyau: l'expulsion de particules chromatiques, qui s'opère dans la spermatogonie par une sorte de transsudation et constitue par conséquent un phénomène échappant à l'observation microscopique, se fait pendant la période d'accroissement sous forme de gouttelettes et Wassilieff aurait pu en suivre toutes les phases: 2) la gaîne mitochondriale n'est pas un élément définitif du spermatozoïde, mais est expulsée au cours de la spermiogenèse: la substance mitochondriale est par conséquent, non seulement de la chromatine, mais encore »überflüssiges Chromatin«.

Le travail de Wassilieff présente une importance considérable, tout d'abord parce qu'il paraît confirmer la théorie de la nature chromatique des chondriosomes, émise par Goldschmidt (1904) quelques années auparavant; en second lieu, parce qu'il est de nature, si les observations de Wassilieff sur la spermiogenèse sont exactes, à diminuer de beaucoup la valeur de la gaîne mitochondriale du spermatozoïde, et par suite à infirmer la théorie défendue par Benda, Meves et moi-même, qui admettons l'universalité de la substance mitochondriale et sa continuité par l'apport de l'œuf et du spermatozoïde. Parmi les observations publiées dans ces dernières années par les élèves de R. Hertwig et de Goldschmidt sur l'origine nucléaire des mitochondries des cellules séminales, celles de Wassilieff paraissent certainement les plus plausibles, et *Blatta germanica* constitue, de l'avis même de Goldschmidt, un objet particulièrement favorable. Cet auteur apprécie en effet en ces termes les observations de Wassilieff: «. . . die schönen Befunde von Wassilieff (1907), deren unbedingte Beweiskraft für den, der die Präparate kennt, die noch viel klarer sind als die Zeichnungen, keinem Zweifel unterliegen kann (1909, p. 110).»

---

de technique, peut-être un rinçage incomplet, par le xylol, de l'huile de bergamotte. Mes premières préparations, faites il y a plus de quatre ans, ne présentent en effet pas traces de décoloration, et ni Benda, ni Meves, dont l'expérience remonte beaucoup plus haut, ne signalent l'instabilité de la méthode.

Cependant, dès 1907, j'avais attiré l'attention sur le désaccord qui existe entre les observations de Meves (1900) et celles de Wassilieff, désaccord dont ce dernier auteur, qui cite pourtant Meves, ne paraît nullement avoir été frappé. Sans connaître à cette époque *Blatta germanica*, mais en me basant sur les observations de Benda, de Meves et les miennes, qui déjà à ce moment avaient porté sur d'assez nombreux objets, j'avais cru pouvoir émettre des doutes sérieux sur l'exactitude des observations et des conclusions de Wassilieff. Cette critique n'a pas eu le don de plaire à l'école de Münich: un élève de Goldschmidt, Buchner, me prend à partie en ces termes: «Bekanntlich fehlt es nicht an Gegnern dieser Lehre vom nucleären Ursprung der Chromidien. Für sie galt es natürlich, auch diese Verhältnisse, wie sie 1907 von Wassilieff dargestellt wurden, zu entkräften. Einen sehr einfachen Versuch hierzu hat J. Duesberg gemacht (1907). Er schreibt in «Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen»: «Den Chromatinfaden (des Nucleolus, d. Verf.) halte ich für eine der gegen einen Pol des Kernes konvergierenden Schlingen.« Es gibt keine bequemere Art, eine unangenehme Tatsache aus der Welt zu schaffen (1909, p. 356—357).» J'ai déjà eu l'occasion (1910, 2) de relever la partialité avec laquelle Buchner écrit ses »Referate«. Dans la critique à laquelle je soumettrai plus loin son travail (p. 95—99), je montrerai que Buchner se contente pour défendre la théorie de ses maîtres, d'observations peu exactes et même de simples affirmations, et ne cite que le moins possible les auteurs dont les résultats sont en désaccord avec cette théorie: aussi Buchner me paraît-il particulièrement peu qualifié pour formuler à l'égard de ma critique le reproche de légèreté. J'ajoute que contrairement à l'opinion de Goldschmidt et de Buchner, les observations de Wassilieff n'ont, pour un lecteur impartial, aucune valeur démonstrative. Si l'on compare en effet, les figures de Wassilieff qui représentent l'amas mitochondrial (figures 19, 21, 22 et 24 à 29) avec d'autres figures, faites d'après des objets fixés au sublimé ou colorés par le Magenta, dans lesquelles les mitochondries ne sont pas visibles (figures 23, 30, 32 et suiv.), on constate que pendant toute la période d'accroissement, la membrane nucléaire reste parfaitement intacte: l'élimination de la substance chromatique qui formerait les mitochondries, ne se fait donc pas par gouttelettes, comme le dit Wassilieff, mais par une diffusion aussi peu reconnaissable au microscope que la transsudation de chromatine dans les spermatogonies. L'argumentation de Wassilieff ne peut donc reposer que, d'une part sur l'augmentation de la quantité de mitochondries pendant la période d'accroissement, d'autre part sur la diminution concomitante de la travée

chromatique aux dépens de laquelle se forment les mitochondries. Or, on constate au contraire, en comparant les images de l'élève de Goldschmidt — et nous verrons qu'elle sont sur ce point parfaitement exactes — que la travée en question augmente de volume pendant toute la durée du soi-disant «Abströmungsprozeß», au lieu de diminuer. Les conclusions de Wassilieff sont donc en contradiction formelle avec ses observations[1]).

Depuis mon travail de 1907, j'ai considérablement étendu le champ de mes recherches, sans jamais trouver, ni dans les cellules séminales, ni dans les cellules embryonnaires d'aucune espèce animale, rien qui pût faire douter de la nature cytoplasmique des chondriosomes. Je désirais cependant reprendre la question chez une des espèces étudiées par l'école de Münich: comme il est facile de se procurer à Liège *Blatta germanica* et, qu'ainsi que je l'ai fait ressortir plus haut, cet objet est de l'avis de Goldschmidt lui-même, particulièrement favorable, je me suis décidé à refaire les observations de Wassilieff.

Le lecteur se convaincra par l'examen des figures, que l'appareil mitochondrial se présente chez *Blatta* pendant la période d'accroissement sous une forme difficilement analysable, et beaucoup moins élégante que chez *Blaps* par exemple; les phénomènes de l'évolution du corps mitochondrial dans la spermatide sont au contraire d'une netteté remarquable.

a. Période de multiplication.

(Figures 13 à 15.)

Les spermatogonies de *Blatta germanica* sont des éléments piriformes, disposés en rosette et réunis au niveau de leur petite extrémité par un «Spindelrestkörper». Le noyau de ces cellules est, proportionnellement à la masse de cytoplasme, extrêmement volumineux. Il renferme de

---

[1]) Cette contradiction, je ne suis pas seul à l'avoir remarquée. Morse (1909) a déjà fait observer que: "... Wassilieff weakens his own theory of interaction between the nuclear elements and the mitochondrial mass when he describes (his figures 26, 27 and 31) a constantly increasing size of the plasmosome and of the odd chromosome. It is difficult to see how, if these two bodies are contributing to the formation of the mitochondria, why they should at the same time increase in bulk (p. 505)." L'auteur conclut plus loin de ses propres recherches sur *Blatta germanica* à l'inexactitude des conclusions de Wassilieff: "... whatever the character of the mass lying outside of the nucleus, called 'mitochondria' by Wassilieff, there is no evidence in the writer's material that there is a connection between the nuclear structures and such a mass. The Auerbach preparations of the writer show no trace of threads joining the odd chromosome and the plasmosome on the one hand and the mitochondrial mass on the other." Il faut cependant reconnaître que cette opinion de Morse est basée sur des observations incomplètes (v. p. 10).

fines granulations chromatiques et deux nucléoles: l'un, régulièrement sphérique et homogène, se colore comme la chromatine, c'est-à-dire faiblement en brun, par la méthode de Benda; l'autre prend énergiquement la sulfalizarine, et est formé d'une couche corticale granuleuse, souvent incomplète et très fortement colorée, et d'une partie centrale un peu plus claire (fig. 13), renfermant parfois une ou deux granulations de colorabilité analogue à celle des granulations de la couche corticale (fig. 14).

Cette description des nucléoles correspond assez exactement à celle de Wassilieff, mais en diffère cependant sur le point suivant. Wassilieff voit les deux nucléoles habituellement réunis par un pont chromatique: je pense, avec Morse (1909), que cette disposition n'est pas constante. Comme l'élève de Goldschmidt, je considère le nucléole sphérique et homogène comme un élément chromatique, l'autre comme un nucléole vrai. Je n'ai pas fait d'essais de colorations spéciales pour trancher cette question d'une manière définitive: mais il ne faut pas oublier que toutes les cellules représentées dans mes figures sont prises dans la zone tout-à-fait périphérique d'objets fixés au liquide de Flemming; dans cette zone, où l'acide osmique a agi avec toute sa violence, la chromatine se colore mal, la substance nucléolaire au contraire très bien. C'est en me basant sur cette réaction bien connue que je crois pouvoir attribuer à l'élément le plus fortement coloré que l'on trouve dans les spermatogonies, la valeur d'un nucléole plastinien.

Il n'entrait pas dans mes intentions de chercher à déterminer le nombre des générations de spermatogonies, nombre que Wassilieff évalue à deux au moins, ni de suivre dans tous ses détails la mitose des cellules de la période de multiplication. Je me suis borné à en donner deux stades. Ma figure 14 montre les prophases de la division: elle présente avec la figure 7 de Wassilieff de grandes analogies. Dans la figure 15, j'ai dessiné la téléophase, qui est assez intéressante à cause de la disposition spéciale des chondriosomes, à la description desquels j'en arrive maintenant.

Wassilieff a décrit les chondriosomes des spermatogonies de *Blatta germanica* comme «. . . kleine sich dunkel mit Eisen-Hämatoxylin färbende Körnchen . . . die hauptsächlich an der Kernoberfläche liegen (page 6)». Cette description est inexacte en ce que d'abord, les chondriosomes de la génération cellulaire qui nous occupe ne sont pas des grains, et ensuite en ce qu'ils ne sont pas accolés à la surface du noyau. Les chondriosomes sont ici de fins filaments[1]): la forme granuleuse correspond

---

[1]) L'épaisseur de ces filaments a été, dans les figures 13, 14 et 15, quelque

en réalité, comme on peut s'en assurer en faisant mouvoir la vis micrométrique, à la coupe de ces filaments. Là où le protoplasme est particulièrement rare, les chondriosomes paraissent évidemment accolés à la membrane nucléaire: pour se convaincre qu'il n'en est rien, il suffit d'examiner les parties de la cellule où une plus grande abondance de protoplasme leur permet un peu plus de jeu. On observe souvent une petite accumulation de chondriocontes, signalée aussi par Wassilieff, en un point de la spermatogonie, qui correspond généralement à l'extrémité tournée vers le centre de la rosette.

Pendant la division, les chondriosomes entourent la figure achromatique jusqu'à la séparation des chromosomes-filles, puis s'insinuent entre les jeunes noyaux. On les trouve à la fin de la mitose, réunis en un faisceau de filaments qui s'attardent longtemps encore au voisinage du «Spindelrestkörper». Cette disposition est très commune, aussi bien dans les cellules sexuelles que dans les cellules somatiques: elle a été décrite pour la première fois, à ma connaissance, par Meves, chez *Paludina* (1900) pour les éléments séminaux, dans les cellules embryonnaires du poulet (1910, 1) pour les éléments somatiques. Les images qui présentent avec ma figure 15 la plus grande ressemblance sont celles que Giglio-Tos et Granata ont données pour *Pamphagus marmoratus* (1908: figures 2, 11, 16, et 17).

Si les observations de Wassilieff sur les chondriosomes des spermatogonies de *Blatta* laissent beaucoup à désirer sous le rapport de l'exactitude, ses conclusions sur leur nature me paraissent de plus dénuées de tout fondement. Wassilieff pense que le nucléole chromatique se résout en granulations, qui sont expulsées hors du noyau et forment les mitochondries. Cette hypothèse n'explique d'abord nullement la présence des mitochondries dans les éléments souches de la lignée séminale; elle n'est de plus appuyée par aucun fait. Wassilieff y a sans doute été amené parce qu'il a cru voir les chondriosomes sous forme de granulations accolées à la surface du noyau, et s'est imaginé avoir sous les yeux un processus de diffusion de la chromatine dans le cytoplasme: malheureusement pour la théorie qu'il défend, ses observations sont inexactes.

b. Période d'accroissement.

(Figures 16 à 24.)

Stade 1 (figures 16 et 17). Les jeunes spermatocytes de premier ordre sont de petites cellules, qui, comme les spermatogonies, ont un

---

peu exagérée par le lithographe; elle est en réalité inférieure à celle des chondriocontes des spermatocytes.

noyau volumineux et un protoplasme peu abondant. Dans le noyau, délimité par une membrane achromatique et délicate, on trouve au début de la période d'accroissement, des éléments de forme irrégulière assez nettement délimités, qui correspondent aux «tetradenartigen Gebilden» de Wassilieff (cf. les figures 17, 18 et 19 de cet auteur). Wassilieff y voit l'indice, conformément aux idées théoriques de R. Hertwig, «einer unterdrückten Teilung»; ces éléments correspondent tout simplement, à mon avis, aux chromosomes de la division précédente non encore complètement disloqués.

Le noyau renferme de plus deux nucléoles, d'aspect et de valeur identiques à ceux des nucléoles des spermatogonies.

Les chondriosomes ont conservé leur forme filamenteuse. Wassilieff les décrit encore une fois comme des grains. Si j'insiste sur cette erreur, peu importante en apparence, c'est qu'elle implique, soit un défaut d'observation de la part de l'auteur, soit un mauvais état de conservation de son matériel. Très tôt, les chondriocontes montrent une tendance à s'accumuler d'un côté du noyau et à donner au jeune spermatocyte de premier ordre une polarité très nette (fig. 17).

Stade II (figure 18). Aux dépens des masses chromatiques que je viens de signaler, s'est formé dans le noyau un reticulum, dont les travées, très fines, s'entrecroisent dans tous les sens. Le nucléole le plus coloré, c'est-à-dire le nucléole vrai, paraît plus homogène qu'au début de la période d'accroissement.

Les chondriosomes sont maintenant tous réunis dans une partie de la cellule (cf. la fig. 24 de Wassilieff).

Stade III (figure 19). On observe ici le début de l'orientation des fins filaments chromatiques, constituant le réseau du stade précédent, vers un pôle du noyau: phénomène extrêmement fréquent pendant la période d'accroissement des cellules sexuelles. L'orientation s'est également déjà exercée à ce stade sur le nucléole chromatique, qui s'est étiré, comme le montrent les figures 25, 26 et 27 de Wassilieff, et finit par se confondre avec les travées du réseau chromatique orienté. Je reviendrai plus loin sur l'interprétation, très différente de la mienne, que Wassilieff donne de ces images. Je me bornerai à faire remarquer que le prolongement de ce nucléole se colore comme la chromatine, c'est-à-dire faiblement, dans les parties périphériques de préparations traitées au liquide de Flemming, et que sa durée est beaucoup plus courte que ne semble le croire Wassilieff.

Les chondriocontes se sont tassés en une pelote extrêmement serrée et difficilement analysable. Leur masse paraît avoir légèrement

augmenté. L'ensemble forme une calotte qui coiffe le noyau. Lorsqu'on fait mouvoir la vis micrométrique, il est facile de voir que cette calotte n'est pas en continuité avec le contenu du noyau, contrairement à ce qu'on pourrait croire d'après la description de Wassilieff. Encore une fois, cet auteur ne voit à ce stade que des grains. La calotte mitochondriale est en rapport avec le pôle du noyau vers lequel s'orientent les travées chromatiques. C'est là une disposition fréquente, mais nullement constante et d'importance tout-à-fait secondaire: je ne puis que me rallier sur ce point à l'opinion d'un autre élève de Goldschmidt, Popoff: «. . . der oft zu beobachtende Zusammenhang zwischen Chromidien (lisez: mitochondries) und Centrosomen[1]) ist nur topographischer Natur (1907, p. 76).»

Stade IV (figures 20, 21, 22 et 23). L'orientation des travées chromatiques devient plus nette et l'on passe insensiblement du stade leptotène au stade pachytène (suivant la nomenclature de Winiwarter, 1900). Les forces qui déterminent l'orientation des filaments de chromatine s'exercent maintenant aussi sur le nucléole vrai, avec des effets qui varient légèrement suivant les cellules. Tantôt le nucléole entier est amené au pôle mitochondrial du noyau: il peut alors laisser derrière lui une courte traînée, comme c'est le cas dans la figure 21. Tantôt l'attraction est progressive, et on assiste à la formation de cette travée de substance nucléolaire, fortement colorée en brun par la méthode de Benda, à laquelle Wassilieff fait jouer un rôle extrêmement important (figures 20 et 22). Cette travée s'allonge progressivement et finit par venir buter, de même que les travées chromatiques, contre la membrane nucléaire; sa longueur varie naturellement avec la position du nucléole dans le noyau: quand il est au pôle antimitochondrial, le filament nucléolaire traverse tout le noyau, comme dans la figure 29 de Wassilieff et dans ma figure 22.

Le nucléole, de même que son prolongement, présente une structure granuleuse (cf. les figures 28, 29 et 31 de Wassilieff et mes figures 20, 21 et 22).

Les chondriosomes se présentent pendant cette période exactement sous le même aspect qu'au stade précédent. Ce n'est qu'à partir de maintenant que Wassilieff reconnaît leur nature filamenteuse.

Stade V (figure 24). Nous avons ici sous les yeux, dans le noyau, des filaments chromatiques formés de grains accouplés, présentant encore des traces d'orientation. Le nucléole est maintenant d'une façon constante, comme déjà au stade représenté dans la figure 23, au voisinage

[1]) Vers lesquels s'orientent précisément les travées chromatiques.

du pôle mitochondrial, ainsi que le montrent les figures de Wassilieff. Il se compose de deux parties, dont l'une, arrondie, correspond au corps du nucléole, l'autre, effilée, au prolongement nucléolaire qui s'est rétracté, en même temps que le nucléole a changé de position dans le noyau. La structure de ces deux parties est homogène et identique. Wassilieff leur attribue une colorabilité et par suite une nature différente: l'élément sphérique serait de la substance nucléolaire, l'élément effilé, «birnförmig», serait de la chromatine. Cette distinction est en contradiction avec ce que nous avons vu plus haut sur la nature du prolongement du nucléole; de plus, dans mes préparations, l'une et l'autre partie se colorent très fortement, comme la substance nucléolaire vraie.

Rien n'est encore changé dans la forme et la position des chondriosomes: tout au plus la quantité de substance mitochondriale, (c'est-à-dire le nombre des filaments), a-t-elle légèrement augmenté.

D'après ce qui vient d'être dit, mes observations sur la période d'accroissement des cellules séminales de *Blatta germanica* concordent sur un bon nombre de points avec celles de Wassilieff. J'ai vu les différentes phases de l'évolution de la chromatine, l'allongement des nucléoles pendant l'orientation des travées chromatiques et son aspect à l'issue de ce processus, décrits par cet auteur[1]); je ne m'écarte de lui que sur la valeur à attribuer aux deux parties de ce nucléole, qui sont pour moi toutes deux plastiniennes: différence qui n'a d'ailleurs, au point de vue qui nous occupe, qu'une importance secondaire. Comme Wassilieff, je constate l'intégrité de la membrane nucléaire pendant toute la période d'accroissement: si les figures 22 et 24 à 29 de cet auteur peuvent laisser quelques doutes sur se point, ses figures 23 (coloration au Magenta) et 30 (fixation au sublimé), dans lesquelles les mitochondries ne sont pas colorées, sont assez nettes pour les dissiper complètement. Avec cet auteur, je constate l'accumulation des chondriosomes au pôle nucléaire vers lequel convergent les filaments chromatiques: ces chondriosomes sont, à la vérité, des filaments et non pas des grains.

Par contre, mon interprétation sur la valeur des modifications des nucléoles et sur celle des chondriosomes est toute différente de la sienne. Pour Wassilieff, la majeure partie de la substance nucléolaire est éliminée dans le protoplasme sous forme de gouttelettes, et va grossir l'amas mito-

---

[1]) Les observations de Morse, qui écrit (1909, p. 505): «Such phenomena as Wassilieff gives in his figures 25 to 31, do not appear in the sections prepared by the present writer», doivent par conséquent présenter de sérieuses lacunes.

chondrial. J'ai déjà fait remarquer plus haut (page 44) la contradiction qui existe entre les observations et les conclusions de l'auteur, contradiction telle que si même il existait chez *Blatta* une élimination de chromatine pendant la période d'accroissement, cette élimination ne se ferait certainement pas de la manière décrite par Wassilieff. Après avoir étudié minutieusement et à l'aide des méthodes les plus appropriées, l'appareil mitochondrial des spermatocytes de premier ordre de *Blatta*, je crois pouvoir conclure d'une façon formelle:

1) l'allongement des nucléoles pendant une phase déterminée de la période d'accroissement, n'est pas l'expression objective d'un «Abströmungsprozeß», mais le résultat de l'orientation de toute la substance nucléaire figurée vers un pôle du noyau; 2) la quantité de substance mitochondriale augmente d'une façon lente et progressive au cours de la période d'accroissement: cette augmentation débute dès le commencement de l'existence du spermatocyte de premier ordre, et se continue jusqu'à la première division de maturation, c'est-à-dire encore après l'orientation des travées chromatiques et les modifications des nucléoles. Pour s'en convaincre, il suffit de jeter un coup d'œil sur les figures 31 et 41 de Wassilieff. Il n'y a par conséquent aucun rapport entre l'augmentation de la masse mitochondriale et les phénomènes nucléaires. 3) A aucun moment de la période d'accroissement, on n'observe de relations entre les chondriosomes et le contenu du noyau. L'interprétation de Wassilieff sur la nature des chondriosomes, interprétation à l'appui de laquelle, je le répète, il n'a du reste fourni aucune preuve, est absolument inexacte.

c. Période de maturation.

(Figures 25 à 28.)

Je ne m'étendrai pas longuement sur la période de maturation, étant d'accord sur la plupart des points avec Wassilieff.

Pendant les prophases de la première division, et même déjà à la fin de la période d'accroissement, les chondriocontes s'épaississent considérablement et deviennent beaucoup plus nets (fig. 25). En même temps, ils quittent leur position excentrique, pour se répandre tout autour du noyau (cf. la figure 41 de Wassilieff, qui représente cependant, à mon avis, des filaments trop courts). A la métacinèse, ils entourent complètement la figure de division. Leur longueur est variable: elle est parfois à peine inférieure à celle de la cellule. Les extrémités des chondriocontes sont souvent légèrement renflées (ma figure 26; — la figure 42 de Wassilieff).

Wassilieff admet que les chondriosomes se répartissent d'une manière égale entre les cellules-filles, mais sans se diviser; «Während der Metaphase verteilen sich die Mitochondrien gleichmäßig auf beide Tochterzellen, wobei anscheinend die Fäden ungeteilt überwandern und sich nicht querteilen, wie Benda meint (pages 27 et 28)». Si cette proposition peut être considérée comme exacte pour une partie des chondriosomes, elle ne l'est certainement pas pour les longs filaments s'étendant d'une extrémité à l'autre de la cellule en division, tels qu'on en voit dans ma figure 26. Nous verrons de plus tout-à-l'heure, à propos de *Blaps*, que la description de Benda s'appliquait parfaitement à son objet.

La figure 28 représente la seconde division de maturation. On remarquera sa complète analogie, en ce qui concerne les chromosomes, avec la figure 53 de Wassilieff. Par contre, je pense que les chondriosomes sont généralement plus serrés autour du fuseau que ne les figure cet auteur, et je n'ai jamais trouvé ces granulations peu distinctes qu'il représente. Le nombre des chondriocontes est moindre dans la seconde figure de maturation que dans la première; comme leur répartition entre les spermatides se fait encore une fois d'une manière sensiblement égale, la quantité de substance mitochondriale est fortement réduite dans ces dernières. On peut l'évaluer au quart de ce qu'elle était dans les spermatocytes de premier ordre à la fin de la période d'accroissement.

d. Spermiogenèse.

(Figures 29 à 43.)

Les chondriocontes contenus dans la jeune spermatide ne tardent pas, après la seconde division de maturation, à se condenser en un corps sphérique, sans structure apparente, qui n'est autre chose, comme l'a montré Meves en 1900, que le Nebenkern de von la Valette-St. George. Wassilieff admet qu'une partie seulement des chondriosomes intervient dans sa formation: le restant persisterait sous forme d'éléments granuleux, moins fortement colorés par l'hématoxyline ferrique que le corps mitochondrial et bien distincts de celui-ci (v. ses figures 55 et 56). Je n'ai jamais vu dans les jeunes spermatides, pas plus que dans les spermatocytes de second ordre en division (v. plus haut), ces abondantes granulations que Wassilieff y représente: mes préparations à la méthode de Benda me montrent quelques grains, colorés en violet, (fig. 29), dont le nombre augmente pendant la première période de la spermiogenèse (figures 29 à 38) et sur la nature desquels il me paraît difficile de se prononcer. J'estime d'ailleurs que si ces granulations sont réellement des mitochondries, leur non-intervention dans la constitution du Nebenkern

n'a, étant donné leur peu d'abondance, aucune importance au point de vue théorique.

Le Nebenkern, d'abord complètement homogène, présente bientôt, en même temps qu'il augmente de volume, des phénomènes de différenciation. Tantôt il se présente, comme dans la figure 29, formé d'une substance médullaire très fortement colorée et d'une couche corticale plus claire; tantôt, il apparaît constitué d'une série de couches concentriques, dont chacune est limitée par un trait extrêmement net: c'est la disposition reconnue dès 1886 par von la Valette-St. George (Knäuelfigur) dans des spermatides examinées sur le frais, et qu'il a représentée dans sa figure 74. On trouve également cette disposition dans la partie centrale du corps mitochondrial de la figure 56 de Wassilieff. D'autres fois, comme dans cette même figure de Wassilieff, la couche périphérique se vacuolise: ce phénomène, qui ne me paraît pas être constant chez *Blatta*, se produit dans le Nebenkern de beaucoup d'Invertébrés et nous en verrons deux exemples tout-à-l'heure: il a été décrit pour la première fois par Meves, chez *Pygaera* (1900).

Au stade représenté figure 29, le corps mitochondrial occupe le pôle antérieur de la spermatide, le noyau le pôle postérieur. Cette disposition n'est pas primitive, mais secondaire: il s'est produit après la division, des changements dans la position relative du noyau et du Nebenkern, changements qui sont plus clairement illustrés par les figures que je donne plus loin pour *Blaps* et *Vespa crabro*, et sur lesquels je reviendrai encore à propos de ces espèces[1]).

Le filament axile, coloré en violet, présente une partie extracellulaire et une partie intracellulaire. Celle-ci se termine au voisinage du noyau par un centriole bilobé, que Wassilieff a également vu (ses figures 56 et 57). On remarquera qu'à ce stade cet élément ne se trouve pas au pôle postérieur, mais au pôle antérieur du noyau; le filament caudal arrive par conséquent jusqu'au pôle antérieur de la spermatide. Cette disposition se maintient pendant assez longtemps (mes figures 29 à 36, les figures 56 à 59 de Wassilieff).

L'évolution du noyau, du corps et du filament caudal pendant les phases de la spermiogenèse correspondant à mes figures 29 à 36, est extrêmement simple. Le volume du noyau diminue, en même temps que sa substance se condense, mais sa forme reste sphérique; le corps proto-

[1]) Les changements dans la position relative du noyau et du Nebenkern, qui se produisent au début de la spermiogenèse, ont été signalés pour la première fois par Meves (1900) chez *Pygaera*.

plasmique de la spermatide et la portion intracellulaire du filament axile subissent un allongement considérable. La gaîne cytoplasmique de ce dernier devient naturellement de plus en plus mince.

Le corps mitochondrial subit par contre des modifications extrêmement complexes. Le premier changement du Nebenkern est sa subdivision en deux parties, phénomène que von la VALETTE-ST. GEORGE a parfaitement reconnu et décrit de la façon suivante: «Er (der Nebenkern) schnürt sich in der Mitte ein, Fig. 75, zerfällt in zwei Hälften, Fig. 76, welche sich in die Länge ausziehen und die Form eines Brödchens annehmen, Fig. 78», et que WASSILIEFF a représenté dans sa figure 57. De plus, sa structure n'est maintenant plus homogène, mais granuleuse, et l'on observe souvent dans sa substance des épaississements linéaires, parallèles à sa surface (fig. 31).

Dans les stades ultérieurs (figures 31 à 36), les deux moitiés du Nebenkern s'allongent considérablement. Elles sont en quelque sorte à cheval sur le noyau de la spermatide, qu'elles entourent, ainsi que le filament caudal. Leur extrémité antérieure arrive jusqu'au pôle antérieur de la cellule; en arrière, elles ne s'étendent qu'exceptionnellement jusqu'à l'extrémité du corps protoplasmique (figures 32, 33 et 35).

Très compliqués sont les changements de structure du corps mitochondrial pendant cette période. Les granulations qui le constituent, d'abord étroitement serrées les unes contre les autres, s'écartent de façon à ménager entre elles des lacunes: ainsi le corps mitochondrial se transforme en un élément d'aspect vacuolaire (figures 32 et 33). Ce processus. qui s'accomplit concurremment à l'allongement de la spermatide, du filament caudal et de la gaîne mitochondriale, s'accompagne d'un amincissement de celle-ci, et a évidemment pour résultat de répandre une même quantité de substance mitochondriale sur une beaucoup plus grande étendue; il intervient dans l'allongement considérable de la gaîne mitochondriale du spermatozoïde. A l'extrémité antérieure de la spermatide, les deux moitiés de la gaîne sont en voie de fusionnement (fig. 33).

Dans la suite, la structure granuleuse du Nebenkern de *Blatta* s'atténue. Les granulations mitochondriales se fusionnent dans un sens parallèle au grand axe de la spermatide, et tout d'abord au voisinage du noyau. On peut alors considérer le corps mitochondrial, et l'évolution ultérieure confirme cette manière de voir, comme formé d'un système de filaments, qui par places s'agglutinent, à d'autres sont séparés par des espaces correspondant aux vacuoles des stades précédents. Ce processus s'accomplit simultanément dans les deux moitiés du corps mitochondrial et s'accompagne d'une confluence progressive de ces deux moitiés (figures 34

et 35). A la fin de la période qui nous occupe, le fusionnement des granulations est complet et les filaments mitochondriaux sont parfaitement lisses et homogènes (figure 36). Ces filaments entourent le filament axile, comme on peut généralement s'en assurer sur des coupes transversales: il y a cependant parfois, dans la partie antérieure de la spermatide, où le cytoplasme est encore assez abondant, une légère discordance entre le trajet du filament axile et celui des chondriocontes (figure 36).

Dans une seconde période de la spermiogenèse, qui s'étend depuis le stade dont nous venons de nous occuper jusqu'à la fin du processus, la tête de la spermatide subit les modifications suivantes, qui sont caractéristiques de cette période. Elle perd sa forme sphérique et s'allonge dans le sens antéro-postérieur. De plus, sa substance se différencie en trois parties: une partie antérieure, sorte d'acrosome, se colorant en violet par la méthode de Benda, sur la nature et l'origine de laquelle je ne puis me prononcer; une partie moyenne, nucléaire, et une partie postérieure, colorée soit en brun comme la précédente, soit parfois en violet, et qui pourrait bien être d'origine centriolaire. Ces trois parties ont été représentées par Wassilieff dans ses figures 61 et 62.

L'examen des figures 38 à 43 permettra au lecteur de se faire une idée assez exacte des changements ultérieurs de la tête. Il y verra l'allongement considérable qu'elle subit (cf. les figures 37 et 43 faites au même grossissement) au point de devenir un très fin filament, une dizaine de fois plus long que le noyau de la jeune spermatide; la persistance des trois parties que je viens de décrire, jusqu'à un stade très avancé, la partie postérieure et la partie moyenne finissant par se confondre, la partie antérieure restant toujours reconnaissable sous forme d'un petit bouton coloré en violet par la méthode de Benda (fig. 43).

Revenons à l'étude de la gaîne mitochondriale. Les filaments qui la constituent s'étendaient jusqu'à l'extrémité antérieure du noyau: ils vont maintenant se fixer à son extrémité postérieure. Il arrive parfois que l'un d'entre eux soit en retard sur les autres (fig. 38 *a*). Ce processus est le résultat de l'allongement du noyau, combiné à un retrait du corps protoplasmique et du corps mitochondrial. Il s'y joint aussi, soit un mouvement de rotation du noyau, soit un déplacement sur celui-ci du filament axile, dont l'insertion est reportée au pôle postérieur de la tête (figures 37, 38 *a* et 39).

Les chondriocontes ne sont tout d'abord pas parallèles: leur trajet se ressent encore de leur disposition antérieure et est légèrement flexueux. Pour se faire une idée exacte de leur nombre, il faut avoir recours aux

coupes transversales: on constate alors que la gaîne mitochondriale est formée à ce stade de quatre à six filaments disposés régulièrement autour du filament axile (fig. 38 *b*).

Les modifications ultérieures se ramènent à un fusionnement latéral des chondriocontes et à une transformation de la gaîne filamenteuse en un manchon homogène. Encore une fois, ce processus débute au voisinage de la tête: en 39 *b*, j'ai dessiné deux coupes transversales d'une spermatide du même stade que celle représentée en 39 *a*; la coupe du haut, qui passe dans la partie antérieure, montre un manchon mitochondrial complet; la coupe du bas, prise dans la partie postérieure de la spermatide, deux filaments aplatis, non encore fusionnés.

Dans le spermatozoïde adulte, si long qu'il eût été impossible de le dessiner en entier au même grossissement, la pièce intermédiaire revêtue de la gaîne mitochondriale apparaît comme un filament de même calibre que la tête; dans les préparations à la méthode de BENDA, ces deux parties sont faciles à distinguer par leur coloration: la tête prend l'alizarine, à l'exception de son extrémité antérieure, c'est-à-dire du petit bouton décrit plus haut, la gaîne mitochondriale se colore en violet (figures 42 et 43). A la partie tout-à-fait postérieure, le spermatozoïde se termine par le filament caudal nu (fig. 42).

C'est évidemment par erreur que WASSILIEFF donne, comme ayant été dessinée au même grossissement que les autres, sa figure 63, qui représente un «reifes Spermatozoon»: elle doit avoir été faite à un grossissement beaucoup plus faible, ou bien elle est totalement inexacte. En admettant que ses proportions soient fortement réduites par rapport à celles des autres figures, nous constaterons cependant que WASSILIEFF n'a reconnu ni la différenciation de l'extrémité antérieure de la tête, ni la différence entre la tête et la pièce intermédiaire de la queue.

Il me reste à comparer mes observations sur le corps mitochondrial de la spermatide avec celles de WASSILIEFF. L'élève de GOLDSCHMIDT a reconnu la nature mitochondriale du Nebenkern; il a vu sa division en deux parties, leur disposition autour du filament axile et le début de leur allongement (représenté dans sa figure 57, qui correspond à un stade un peu plus jeune que celui représenté dans ma figure 31, et vu de face). A partir de ce moment, il n'a plus rien vu du tout: toute l'évolution ultérieure des corps mitochondriaux, évolution compliquée, mais pourtant facile à observer dans quelques

stades tout au moins, lui a échappé, et cela, bien qu'il eût connaissance du travail de Meves (1900) sur la nature et le sort du Nebenkern! Il conclut, timidement d'abord [»Wahrscheinlich werden sie — les corps mitochondriaux — aus der Zelle ausgestoßen» (page 18)], puis d'une façon formelle (page 28), à l'expulsion de la substance mitochondriale de la spermatide. J'ai montré au contraire qu'ici comme partout, la gaîne mitochondriale constitue un élément permanent du spermatozoïde: la deuxième conclusion principale du travail de Wassilieff est donc, comme la première, totalement inexacte.

On s'étonnera peut-être de ce que Wassilieff, qui a reconnu d'assez nombreux détails de l'évolution des spermatocytes, n'ait rien vu de ce qui se passe dans la spermiogenèse. C'est là le résultat des idées théoriques dont il était imbu en commençant son travail. Goldschmidt a raison de dire: «. . . dass derjenige, der das Auffinden einer Erscheinung für möglich hält, mit ganz andrer Intensität nach ihr sucht als der, der von vornherein von ihrer Unmöglichkeit überzeugt ist (1909, page 108)»; celui en effet, qui commence un travail avec une idée théorique bien arrêtée, celui-là risque fort de ne rien voir de ce qu'il ne désire pas trouver. C'est ce qui est arrivé à Wassilieff.

En résumé, Wassilieff a décrit, dans les spermatocytes de premier ordre de *Blatta germanica*, un phénomène qui ne se produit pas: l'expulsion dans le cytoplasme de substance nucléaire et la formation de chondriosomes aux dépens de cette substance. Dans la spermatide, un phénomène réel et important lui échappe: le rôle du Nebenkern dans la constitution de la pièce intermédiaire du spermatozoïde. Ces observations de Wassilieff, prisées si haut par l'école de Münich, et qui sont l'un des principaux fondements de la théorie chromidiale de Goldschmidt appliquée aux cellules sexuelles, ces observations ne constituent donc en réalité qu'une mauvaise étude du chondriome des cellules sexuelles mâles de *Blatta*.

2. Blaps.

(Figures 1 à 12.)

Les cellules souches de l'épithélium séminal de *Blaps* sont des éléments assez régulièrement polyédriques, réunis entre eux par le résidu du fuseau; leur noyau est sphérique et renferme, à côté de fines granu-

lations chromatiques disposées à la périphérie, un corps en forme de bâtonnet effilé à ses deux bouts. Dans le protoplasme, on trouve de nombreuses mitochondries, de calibre très variable (fig. 1).

Ces cellules, que l'on pourrait appeler les spermatogonies primaires, se multiplient par karyokinèse typique, les chondriosomes conservant pendant la mitose la forme granuleuse. Après s'être divisées un nombre indéterminé de fois, elles donnent naissance aux éléments de la génération suivante, c'est-à-dire aux spermatogonies secondaires. Dans la couche plus ou moins épaisse formée par les cellules de cette génération, il est difficile de reconnaître des limites cellulaires: chaque territoire protoplasmique n'est indiqué que par le groupement des mitochondries, de calibre plus fin et plus régulier que dans les spermatogonies primaires, autour d'un noyau (fig. 2).

La division karyokinétique de ces cellules ne présente encore une fois aucune particularité; les chondriosomes persistent sous forme de grains (fig. 3).

C'est encore sous cette forme qu'on les trouve dans les jeunes spermatocytes de premier ordre. Mais bientôt, les granulations mitochondriales s'accumulent à un pôle du noyau, s'alignent régulièrement et forment par confluence des filaments, assez grêles et parfaitement lisses. Ces filaments sont flexueux et étroitement pelotonnés, tout en étant beaucoup plus dictincts que dans les spermatocytes de premier ordre de *Blatta germanica* (fig. 4).

A l'approche de la première division de maturation, on constate que les chondriocontes deviennent plus épais et régularisent leur trajet, tout en restant encore localisés à une partie de la cellule (fig. 5). A la prophase, ils quittent cette position pour se répandre dans tout le cytoplasme: ce sont maintenant des filaments épais, de calibre régulier et souvent rectilignes (fig. 6). A la métaphase, ils entourent complètement la figure de division (fig. 7). Pendant la séparation des chromosomes-filles, les chondriosomes, parfaitement droits et disposés en palissade tout autour du fuseau, commencent à subir un léger étirement (fig. 8). Il y avait lieu d'espérer pouvoir les compter à ce stade sur des coupes transversales, et rechercher ainsi si leur nombre présente une certaine constance, mais je n'y ai pas réussi.

Dans la suite, les chondriosomes s'allongent et s'amincissent, et viennent se placer entre les jeunes noyaux. Le plan de séparation des cellules-filles coupe très exactement en deux parties égales le faisceau

Figure A.



Stade avancé de l'évolution du corps mitochondrial dans la spermatide de *Blaps*. Méthode de Benda. Zeiss, imm. 1,5, Oc. 12.

mitochondrial (fig. 9). Chaque spermatocyte de second ordre reçoit donc une moitié de ce faisceau.

Les mêmes phénomènes se reproduisent au cours de la seconde division de maturation, et aboutissent donc encore une fois à réduire la quantité de substance mitochondriale dans la spermatide, au quart de ce qu'elle est dans le spermatocyte de premier ordre à la fin de la période d'accroissement.

Dans la spermatide, les chondriocontes se condensent, comme chez *Blatta*, en un Nebenkern d'apparence homogène (fig. 10). Cette forme n'est que de courte durée: il se différencie bientôt à la périphérie du corps mitochondrial une zone vacuolaire, analogue à celle déjà signalée tout-à-l'heure à propos de *Blatta*, mais qui se produit ici d'une façon constante. Cette zone périphérique est, chez *Blaps*, extrêmement mince (fig. 11).

De la description des mitoses de maturation que je viens de donner, il résulte que le corps mitochondrial est placé dans la cellule en division entre les jeunes noyaux. Corps mitochondrial et noyau conservent tout d'abord leur position: jusqu'à l'apparition, au pôle antimitochondrial du noyau, du filament axile, qui détermine la position du pôle postérieur de la spermatide (fig. 11). A partir de ce moment il se produit un déplacement du noyau et du Nebenkern, qui vient se placer finalement au voisinage du filament axile (fig. 12) [1]).

---

[1]) Je signale la présence dans les spermatides représentées dans les figures 11 et 12, d'un élément hyalin, appliqué contre le noyau, que l'on pourrait comparer à une vacuole idiozomique. Je ne puis fournir d'indications, ni sur l'origine, ni sur le sort de cet élément.

L'évolution ultérieure du corps mitochondrial consiste tout d'abord en un allongement, déjà bien marqué figure 12. Puis le Nebenkern se divise en deux parties qui entourent le filament axile, comme chez *Blatta*. Les modifications qui suivent sont cependant beaucoup plus simples que chez cette dernière espèce; elles sont en réalité identiques dans leurs détails à celles du Nebenkern de *Vespa crabro*, et comme chez cet insecte, les cellules sont plus grandes, j'ai préféré donner des images de la spermiogenèse de *Vespa*. Je me borne à figurer ci-contre (figure A) un stade déjà avancé de l'évolution de la spermatide de *Blaps*, qui montre le corps mitochondrial fortement allongé, s'étendant depuis la tête jusqu'un peu en arrière de l'extrémité du corps protoplasmique, où l'on voit le filament caudal nu.

Le spermatozoïde adulte de *Blaps* est, comme chez un grand nombre d'espèces d'Insectes, un élément filiforme très allongé: il est ici beaucoup plus long que chez *Blatta*. La gaîne mitochondriale est, dans les préparations à la méthode de Benda, nettement reconnaissable à sa coloration violette.

Comme le montrent les images, *Blaps* constitue un objet extrêmement favorable pour l'étude de l'appareil mitochondrial des cellules séminales, surtout au cours des périodes d'accroissement et de maturation. J'insiste 1) sur l'absence complète de rapports entre les chondriosomes, d'une part, le contenu du noyau, de l'autre; 2) sur l'intervention du corps mitochondrial dans la constitution définitive du spermatozoïde adulte.

Mes observations confirment et étendent celles de Benda (cf. mes figures 7 et 8 et la figure 4 de Benda, 1903), à qui revient le mérite d'avoir découvert cet excellent objet et qui est le seul qui l'ait étudié jusqu'ici. Un autre auteur fait mention de *Blaps*: c'est Wassilieff, qui sans connaître l'objet, nie la division transversale des chondriocontes pendant la mitose (voir aussi plus haut, page 51). Ma figure 9 montre que cette assertion, purement gratuite d'ailleurs, puisque Wassilieff n'a pas étudié *Blaps*, est inexacte.

3. Vespa crabro.

(Figures B—F dans le texte.)

Meves et Duesberg ont abandonné l'étude des cellules séminales de *Vespa crabro* aux stades téléophasiques de la seconde division de ma-

turation. Ils ont montré comment le corps mitochondrial, formé de filaments étroitement juxtaposés, vient se placer, à la fin de la seconde

Figures B—F.



Cinq stades de l'évolution du corps mitochondrial de la spermatide de *Vespa crabro*. Méthode de Benda. Zeiss, imm. 2 mm., Oc. 18.

division de maturation, entre les jeunes noyaux, s'étrangle progressivement pendant la séparation des cellules-filles, et se condense dans la spermatide

en un corps homogène. J'ai suivi l'évolution ultérieure de ce Nebenkern et j'en donne ici quelques images.

La figure B représente une spermatide quelque temps après la division qui lui a donné naissance. Le noyau est une vésicule claire, peu riche en chromatine. D'un centriole placé tout au voisinage du noyau, on voit partir le filament axile. Au pôle opposé se trouve le corps mitochondrial déjà différencié: il est formé encore une fois d'une partie centrale d'apparence homogène, et d'une couche périphérique vacuolisée. Les vacuoles sont ici très grandes et généralement au nombre de deux seulement, formant à la coupe deux croissants incolores, entourant la masse centrale fortement teintée de violet par la méthode de Benda, de noir par l'hématoxyline ferrique. Dans le protoplasme de la spermatide, on trouve en outre un corps de forme variable, prenant lui aussi très énergiquement le crystall-violet ou l'hématoxyline ferrique: c'est le reste de la membrane nucléaire, dont la persistance pendant la division a été décrite et figurée par Meves et Duesberg. Ce corps se résout en fragments de plus en plus petits et finit par disparaître.

Au stade suivant (figure C), les changements relatifs dans la position du Nebenkern et du noyau, déjà signalés plus haut (pages 13 et 19), se sont produits. Le corps mitochondrial occupe maintenant le pôle postérieur de la spermatide; dans sa couche médullaire, on distingue des filaments en nombre variable, disposés concentriquement.

Jusqu'ici, le corps mitochondrial n'occupait qu'un côté du filament axile. Pour lui former une gaîne complète, il présente d'abord, suivant son grand axe, une plicature, dont la première indication se montre déjà dans la figure C, sous forme d'une ligne à direction antéro-postérieure. Puis, comme chez *Blatta* et *Blaps*, il se divise suivant cette plicature en deux parties, qui se disposent de chaque côté du filament axile (figure D). A ce stade, la zone périphérique, vacuolaire, est en voie de disparition et tout le corps mitochondrial prend une structure granuleuse.

Comme je l'ai déjà dit à propos de *Blaps*, les phénomènes ultérieurs sont très simples. Les deux parties du corps mitochondrial se fusionnent de façon à entourer complètement le filament axile (fig. E). A mesure que la spermatide s'allonge, ce filament et sa gaîne mitochondriale subissent un allongement parallèle (fig. F); en même temps, la gaîne mitochondriale devient plus mince et plus régulière. Elle forme au terme de son évolution, c'est-à-dire dans le spermatozoïde adulte, un mince manchon que la méthode de Benda permet de mettre en évidence avec une grande netteté. Pas plus ici qu'ailleurs, il ne peut être question

d'une expulsion de la substance mitochondriale pendant la spermiogenèse: la gaîne mitochondriale est un organe permanent du spermatozoïde.

4. Triton cristatus.
(Figures 44 à 46.)

Les figures 44, 45 et 46 sont destinées à donner une idée de la forme des chondriosomes chez le *Triton* et à montrer les changements de position qu'ils présentent dans la cellule en division.

Contrairement à ce que l'on pourrait croire, les grandes cellules des Amphibiens ne constituent pas un matériel particulièrement favorable pour l'étude des chondriosomes. Ces éléments s'y présentent comme des filaments très grêles; ils sont de plus, par suite des dimensions considérables du noyau, refoulés à la périphérie de la cellule pendant la période de repos. Là où le protoplasme est un peu plus abondant, c'est-à-dire pour les cellules séminales, autour de la centrothèque, on observe une très légère accumulation de chondriosomes[1]).

Pendant les prophases de la mitose des spermatogonies du *Triton*, la majorité des chondriosomes se réunissent dans le champ polaire, autour des centrioles (fig. 44). La formation du fuseau disloque cette accumulation et refoule les chondriocontes à la périphérie de la cellule; à la métaphase, ils entourent complètement la figure de division, et présentent une tendance très nette à se placer aux pôles du fuseau, entre les irradiations astériennes (fig. 45). Pendant la séparation des chromosomes-filles, la plupart des chondriosomes gagnent les côtés de la figure achromatique, pour s'insinuer ensuite entre les jeunes noyaux (fig. 46): disposition dont la fréquence a été signalée plus haut. La forme des chondriosomes ne se modifie pas au cours du processus mitotique: certains filaments passent en entier dans une des cellules-filles, d'autres au contraire se divisent transversalement (fig. 46).

Des phénomènes analogues s'observent pendant les divisions de maturation.

---

[1]) Dans les embryons de *Triton*, les chondriosomes ont, pendant les premières phases de la segmentation, une forme granuleuse (cf. les observations de Benda (1899—1900) et la figure de cet auteur parue dans le Handbuch der Entwicklungslehre etc. de Hertwig, p. 240). Déjà pendant la gastrulation, ils se transforment en filaments longs et minces, analogues à ceux des cellules sexuelles, disposés autour du noyau entre les grains de vitellus (ceux-ci colorés en jaune-brun par la méthode de Benda). La présence de ces grains, comme le peu de volume des chondriosomes, rend l'étude des modifications de ces éléments particulièrement difficile chez les Amphibiens. (Il est à remarquer que le lithographe a encore une fois légèrement exagéré le calibre de certains chondriocontes des figures 44 et 45.)

Benda est le seul auteur qui ait étudié jusqu'ici les chondriosomes des cellules séminales des Amphibiens: deux figures faites d'après ses originaux ont paru dans le Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere de Hertwig (Waldeyer: article Geschlechtszellen, figures 47 *A* et *B*, p. 183): l'une représente la mitose d'une spermatogonie, l'autre la première division d'un spermatocyte de *Salamandra maculosa.* Les chondriosomes sont, d'après lui, des granulations, souvent alignées en chaînettes; Benda figure en outre dans le protoplasme, des filaments qui ne se colorent pas en violet, mais en brun, par sa méthode. Il relate ainsi ses observations. Dans la cellule au repos, les granulations mitochondriales ont une tendance à s'accumuler autour de l'«archiplasme». Pendant la division . . . « . . . bleiben die Körner stets erhalten. Sie werden bei der Bildung der Centralspindel nach der dem Kern abgewandten Seite gegen die Zellperipherie gedrängt. Nie finden sich innerhalb der Fasern der Centralspindel oder innerhalb der zu den Chromosomen ziehenden Hauptstrahlen Mitochondrien. Dagegen besteht die Hauptmasse der Polstrahlungen aus Körnerfäden, die bis an die Zellmembran verlaufen (p. 765, 1903)».

Mes observations concordent avec celles de Benda sur plusieurs points, mais en diffèrent sur d'autres. Les chondriosomes de *Triton* ne sont pas des grains, mais des filaments, et ces filaments représentent dans mes préparations la seule structure du protoplasme, la masse interfilamenteuse paraissant complètement homogène. Je ne serais pas éloigné de croire que les grains de Benda ne soient les produits de la fragmentation de filaments mitochondriaux, et que les chondriosomes de la salamandre n'aient, comme ceux du *Triton*, une forme granuleuse; la structure que Benda figure entre ses mitochondries, je ne la trouve dans mes préparations que dans des parties un peu éloignées de la périphérie de l'objet, et là, les chondriosomes sont aussi des granulations: mais il s'agit alors manifestement de cellules médiocrement fixées.

Je veux encore faire remarquer que si les chondriosomes s'accumulent aux pôles du fuseau, ils ne forment pas les irradiations astériennes, comme le dit Benda, mais se trouvent e n t r e celles-ci.

5. Cavi a cobaya.
(Figures 47 à 68.)

Les cellules séminales du cobaye ont fait l'objet de trois travaux principaux: ceux de Meves (1899), de Moore et Walker (1906) et de Retzius (1909).

Meves a étudié la spermiogenèse du cobaye avec une précision mer-

veilleuse. J'ai eu l'occasion, au cours de ces recherches, de vérifier l'exactitude absolue de sa description: la concordance parfaite entre mes observations et les siennes ressort de l'examen comparé de nos figures, qui ne diffèrent que sur quelques points d'ordre tout-à-fait secondaire. Dans son travail, qui constitue la base de toutes nos connaissances sur la spermiogenèse des Mammifères, Meves ne s'est cependant pas occupé des détails de la formation de la gaîne mitochondriale, et ses dessins, faits presque tous d'après des préparations au liquide de Hermann[1]), ne montrent qu'exceptionnellement des traces de cette gaîne (ses figures 42, 44, 45, 46 et 50, cette dernière d'un frottis du contenu de l'épididyme, fixé au sublimé).

Moore et Walker, dans leur étude de la division des spermatogonies et des spermatocytes du cobaye, donnent aussi quelques stades de la spermiogenèse. Dans aucune de leurs figures, les éléments mitochondriaux ne sont représentés.

Retzius mentionne les mitochondries («von Brunnsche Körner») de la spermatide du cobaye et donne une courte description de la gaîne qu'elles forment à la queue du spermatozoïde: je reviendrai plus loin sur les détails de sa description[2]).

a. Période de Multiplication.
(Figures 47 à 49.)

Les spermatogonies sont de petites cellules aplaties contre la membrane propre du tube séminifère. Le noyau rappelle fortement celui des spermatogonies «croûtelleuses» du rat. Le protoplasme renferme des granulations mitochondriales de calibre très régulier et qui présentent une tendance très nette à s'aligner en filaments; elles entourent étroitement et masquent le plus souvent l'idiozome (fig. 47)[3]).

Dans les spermatogonies en division, on retrouve le groupement habituel des chondriosomes, d'abord autour de la figure mitotique (fig. 48),

---

[1]) Qui ne conserve pas les éléments mitochondriaux, ou, tout au moins, les rend très difficilement colorables.

[2]) On trouvera à la fin du travail, en appendice, une critique des observations que van Mollé (1910) vient de publier sur la spermiogenèse du cobaye.

[3]) Les «premaiotic cells» représentées par Moore et Walker diffèrent très sensiblement de la spermatogonie que je viens de décrire. Elles sont assez régulièrement polyédriques; leur volume est à peine inférieur à celui de beaucoup de «maiotic cells» (c'est-à-dire des spermatocytes); l'idiozome y apparaît comme une minuscule différenciation cytoplasmique entourant les centrioles (leurs figures 8 et 9), alors qu'il est, d'après mes observations, assez volumineux. A la vérité, il ne ressort pas clairement de la description des auteurs anglais, si ces cellules sont des spermatogonies, leur ex pression «premaiotic» s'appliquant à toute cellule somatique.

puis entre les jeunes noyaux (fig. 49). Il est à remarquer qu'un bon nombre des éléments granuleux que l'on observe dans la cellule au repos, s'allongent pendant la division et se transforment en petits bâtonnets (figures 48 et 49).

b. Période d'accroissement.
(Figures 50 à 53.)

La figure 50 représente un jeune spermatocyte de premier ordre, peu de temps après la dernière division spermatogoniale. La cellule est assez régulièrement polyédrique. Le noyau, un peu excentriquement placé, est sphérique; la chromatine y est disposée en un réseau à travées très fines, dont certains nœuds sont occupés par de gros éléments chromatiques. Cette figure correspond à la figure 10 de Moore et Walker, les éléments chromatiques en question sont les »chromatin centres« de ces auteurs. La membrane nucléaire est très fine et achromatique.

A ce stade, l'idiozome est encore une fois beaucoup plus volumineux que ne le représentent Moore et Walker dans la même figure 10. Les mitochondries présentent la même forme et la même disposition que dans les spermatogonies.

Pendant toute l'étape comprise entre ma figure 50 et ma figure 51, il se développe dans le noyau, en même temps que les «chromatin centres» se disloquent, un réseau dont les travées, d'abord fines et sans disposition régulière, s'orientent ensuite vers le pôle occupé par l'idiozome, puis s'épaississent. Ces modifications sont représentées par Moore et Walker dans leurs figures 11 à 16; ma figure 51 correspond à cette dernière figure des auteurs anglais: c'est le stade pachytène encore orienté de Winiwarter (1900). Les travées chromatiques sont maintenant formées de deux rangées parallèles de granulations[1]). Pendant cette période, les chondriosomes ne subissent que les modifications suivantes, trop simples pour qu'il fût utile d'en représenter les étapes. Ils cessent d'être groupés exclusivement autour de l'idiozome, pour se répandre dans tout le cytoplasme. Leur tendance à s'aligner en chaînettes a complètement disparu. Il est difficile de se prononcer sur la question de

[1]) Je ferai remarquer en passant, que dans les parties périphériques, c'est-à-dire, à mon avis les mieux fixées, de préparations au liquide de Flemming, on n'observe jamais de synapsis, de rétraction de la masse chromatique, telle qu'on la voit dans les figures 12, 14, 15 et 16 de Moore et Walker. Les travées chromatiques, même pendant la période d'orientation, remplissent toujours complètement le noyau. Je considère le grumeau de Moore et Walker comme un produit de rétraction purement artificiel (cf. mon opinion sur la valeur du synapsis. 1908. 3 et 1909).

savoir si le nombre de granulations mitochondriales est devenu plus grand, en d'autres termes, comme le calibre des mitochondries n'a pas changé, si la quantité de substance mitochondriale a augmenté: l'augmentation est en tous cas peu considérable.

Aux stades ultérieurs de la période d'accroissement, les travées chromatiques perdent leur orientation. Noyau et cytoplasme, ce dernier surtout, subissent en même temps un accroissement considérable[1]). Dans l'idiozome, volumineux et coloré en brun par la méthode de Benda, cette méthode permet maintenant assez souvent de reconnaître les deux centrioles en forme d'haltère, décrits et figurés par Meves (cf. la fig. 1 de cet auteur): ils n'étaient cependant pas visibles dans la cellule représentée dans ma figure 53, qui correspond à la figure 1 de Meves.

Les mitochondries, répandues dans tout le cytoplasme, se groupent tout d'abord en deux ou trois amas allongés, comparables comme aspect aux «boyaux mitochondriaux» de Van der Stricht, dans lesquels elles sont extrêmement serrées les unes contre les autres (fig. 52). Avec l'accroissement du spermatocyte, on assiste à la dislocation de ces boyaux en une série de petits groupes, formés de quelques granulations mitochondriales (fig. 53). Il se produit, pendant cette période, une augmentation appréciable du nombre des chondriosomes.

c. Période de maturation.

(Figures 54 et 55.)

Je n'ai pas l'intention de m'occuper ici d'autres éléments que des mitochondries. Je signalerai seulement l'analogie qui existe, au point de vue de la forme des chromosomes et du fuseau, entre mes figures 54 et 55, représentant respectivement la première et la seconde division de maturation, et les figures correspondantes (23 et 29) de Moore et Walker. Comme différence principale entre ces images, j'attire l'atten-

[1]) Si je compare ces observations avec celles que j'ai eu l'occasion de faire chez le rat (1907 et 1908. 3), et aussi chez le chat, je constate que chez ces espèces et peut-être chez tous les Mammifères, la période d'accroissement peut être subdivisée en deux phases, dont l'une va jusqu'à la formation des grosses travées chromatiques, tandis que l'autre est postérieure à ce stade. Au cours de la première phase, le spermatocyte de premier ordre est très petit et s'accroît relativement peu. Pendant la seconde, protoplasme et noyau augmentent fortement de volume, l'augmentation du noyau étant particulièrement remarquable chez le rat. Il y a donc ici quelque chose de comparable à ce qui se passe au cours de la période d'accroissement de la cellule sexuelle femelle, la seconde phase correspondant à la période dite du «grand accroissement» (Grégoire, 1908) de l'ovule.

tion sur l'absence, à côté du second fuseau de maturation, dans la figure 29 des auteurs anglais, de l'élément coloré en brun que j'ai représenté en bas et à gauche dans ma figure 55, et qui est constant. Cet élément n'est rien d'autre que l'homologue du corps chromatoïde que l'on trouve dans les cellules séminales du rat, et paraît se comporter ici comme chez cette dernière espèce, c'est-à-dire se diviser pendant la seconde mitose de maturation. Ce corps apparaît chez le cobaye, comme chez le rat[1]), dans les spermatocytes de second ordre (cf. la figure 3 de Meves), et nous le retrouverons dans la spermatide. Sa colorabilité par la méthode de Benda est, comme le montrent les figures 55, 57 et 58, identique à celle d'un nucléole vrai.

La façon dont les mitochondries se comportent pendant les divisions de maturation du cobaye, est analogue à celle que j'ai décrite antérieurement pour le rat (1907). Déjà pendant les prophases, on observe la résolution des groupes de granulations décrits tout-à-l'heure, en leurs éléments constituants. Les mitochondries se répandent alors d'une façon uniforme dans tout le cytoplasme, et entourent complètement la figure de division. Dans la première mitose, les granulations persistent comme telles (fig. 54); au cours de la seconde, on observe souvent la formation de chaînettes (fig. 55)[2]).

---

[1]) Regaud (1910) admet qu'il existe dans les auxocytes du rat, un ou plusieurs corps chromatoïdes, qui disparaissent pendant la première division de maturation, pour se reconstituer en un corps chromatoïde unique dans les cellules d'Ebner (spermatocytes de second ordre): ce qui est en contradiction avec l'hypothèse de von Ebner et la mienne, d'après laquelle le corps chromatoïde, qui est pour nous caractéristique du spermatocyte de second ordre, tirerait son origine du nucléole de l'auxocyte. Je persiste à croire, pour ma part, que les granulations des spermatocytes de premier ordre que Regaud appelle des corps chromatoïdes, ne sont ni des éléments constants, ni les homologues du corps chromatoïde du spermatocyte de second ordre, et je constate que Regaud, qui admet cette homologie, ne la démontre pas, puisque ses corps chromatoïdes des spermatocytes de premier ordre disparaissent pendant la division. Je suis d'ailleurs encore plus convaincu qu'en 1908, que le corps chromatoïde des spermatocytes de second ordre est bien le nucléole de l'auxocyte, mis en liberté dans le cytoplasme pendant les prophases de la première division de maturation, et Regaud lui-même considère que «cette hypothèse n'est pas invraisemblable», sans nous dire cependant comment il la concilie avec sa manière de voir. En réalité, Regaud confond sous un même nom deux éléments à mon avis bien différents.

[2]) J'ai jugé inutile de représenter un spermatocyte de second ordre, ces éléments ne différant des spermatides que par une plus grande abondance de mitochondries, et les plus grandes dimensions du corps protoplasmique et du noyau. On trouvera des images de spermatocytes de second ordre dans Meves (1899, fig. 3), et dans Moore et Walker (1906, figures 26, 27 et 28).

De la disposition des granulations mitochondriales dans le cytoplasme des spermatocytes en division, je conclus, comme je l'ai fait pour le rat (1907) et tout-à-l'heure pour *Blatta* et *Blaps*, à une répartition égale ou sensiblement égale de la substance mitochondriale entre les cellules-filles, spermatocytes de second ordre ou spermatides, aboutissant dans celles-ci, par suite de la succession rapide des deux divisions, à une réduction de cette substance.

d. Spermiogenèse.
(Figures 56 à 68.)

La spermiogenèse se divise utilement, comme l'a proposé Meves, en quatre périodes. Au point de vue de l'évolution des mitochondries, ces quatre périodes ont une importance très différente: tandis que dans les deux premières et dans la quatrième, les mitochondries ne subissent que des modifications de forme et de situation de valeur secondaire, la troisième représente l'étape importante et définitive de leur évolution.

α. Première période: jusqu'à l'apparition de la manchette.
(Figures 56 à 59).

Les phénomènes les plus caractéristiques de la première période sont les modifications de l'idiozome, assez faciles à observer, et celles plus délicates, que présentent les centrioles.

Les modifications de l'idiozome sont suffisamment illustrées par mes dessins, qui montrent une concordance parfaite avec ceux de Meves[1]): on comparera respectivement mes figures 56, 57, 58 et 59 aux figures 5, 8, 13 et 16 de cet auteur. La méthode de Benda colore les différentes parties de l'idiozome en brun plus ou moins foncé; celle qui n'est pas employée à la formation du perforatorium, a, de plus, un aspect grossièrement granuleux.

Dans les préparations que j'avais obtenues autrefois pour le rat, je trouvais l'idiozome coloré en violet. Cette coloration dépendait d'un

[1]) Moore et Walker admettent qu'à un moment donné du développement de la coiffe céphalique, ". . . the nuclear membrane gradually disappears over that part of the nucleus which is underneath the ring formed by the clear vesicular substance, and for a time the substance of the vesicle and that of the nucleus seem to be in for communication" (p. 14). Les filaments qui forment l'ébauche de la manchette seraient d'origine idiozomique.

Je n'ai jamais vu pour ma part, la lacune de la membrane nucléaire décrite par Moore et Walker, et l'on verra plus loin que, d'après mes observations, l'idiozome n'intervient nullement dans la formation de la manchette.

léger défaut dans l'application de la méthode de BENDA: elle résulte d'un surchauffage des coupes dans le crystal-violet. Je l'ai parfois observée également dans mes préparations de testicule de cobaye, et tout particulièrement dans les derniers stades de l'évolution de la coiffe (figures 62, 63, 64, 65, 66 et 68); il est cependant possible d'obtenir une coloration parfaite des mitochondries d'une part, et la teinte brune de l'idiozome de l'autre, ainsi qu'en témoignent les figures 56 à 61 et 67.

Les centrioles sont, dans les premiers stades de la spermiogenèse, assez difficilement colorables par la méthode de BENDA. De plus, la disposition périphérique des mitochondries (voir plus bas), permet rarement de les reconnaître. Par contre, dès la fin de la première période, c'est-à-dire lorsqu'ils se sont placés au voisinage du noyau, leur observation devient plus commode. Dans ma figure 59, qui correspond à la figure 16 de MEVES, il manque le fin prolongement du centriole proximal décrit et représenté par cet auteur: ce prolongement, d'une délicatesse extrême, est souvent très difficile à voir.

Je mentionne encore dans les figures que je donne de la première période, la présence du corps chromatoïde, fortement coloré en brun par la méthode employée.

Les mitochondries sont, dans la jeune spermatide, dispersées sans ordre dans le cytoplasme. Les premières modifications portent sur leur situation dans la cellule. Lorsque les granulations et les vacuoles qui criblent l'idiozome commencent à confluer et par suite à diminuer de nombre et à augmenter de volume, toutes les mitochondries gagnent la périphérie de la spermatide et s'y cantonnent d'une manière exclusive (figures 57, 58). Elles conservent cette situation jusqu'au moment où la partie de l'idiozome, qui n'intervient pas dans la formation de la coiffe céphalique, commence à se déplacer le long du noyau pour gagner le pôle postérieur de la spermatide. A la fin de la première période, elles sont de nouveau disposées sans ordre dans le protoplasme, formant parfois de petits groupes ou même de courtes chaînettes (fig. 59). Comme le noyau a pris une position excentrique, les granulations mitochondriales se trouvent tout naturellement reportées dans la partie postérieure de la spermatide.

La disposition périphérique des mitochondries au cours de la première période se retrouve également chez le rat, et exactement aux mêmes stades: elle m'avait échappé en 1907, mais elle a été signalée depuis par REGAUD (1908), dont je puis confirmer la description.

Pendant la première période de la spermiogenèse du cobaye, les granulations mitochondriales subissent une augmentation de volume lente, peu considérable, mais très nette (cf. les figures 56 et 59).

β. Deuxième période: depuis l'apparition jusqu'à la disparition de la manchette caudale.
(Figures 60 à 62.)

La seconde période de la spermiogenèse est caractérisée par l'apparition de la manchette caudale et la formation d'un anneau aux dépens du centriole distal. Il n'y a pas lieu, au point de vue des mitochondries qui m'occupent spécialement, de subdiviser cette période, comme l'a fait Meves, en deux sous-périodes, dont la première est caractérisée par l'état filamenteux, la seconde par l'état tubulaire de la manchette.

L'un des premiers stades de la formation de cet organe est représenté dans ma figure 60, qui correspond à la figure 17 de Meves[1]), et peut à la rigueur servir de démonstration de sa genèse aux dépens de filaments cytoplasmiques. Il est bon de faire remarquer, cependant, que la méthode de Benda convient mal pour l'étude de la manchette, et tout particulièrement de son mode de formation: les filaments dont elle dérive, se colorent en effet en brun, et tranchent par conséquent très peu sur le fond de même teinte du cytoplasme; de plus, ils sont assez peu nets dans les parties des préparations où les mitochondries sont bien conservées, c'est-à-dire dans la zone tout-à-fait périphérique, où l'acide osmique a agi avec le plus d'énergie. Pour étudier la genèse de la manchette et reconnaître son origine filamenteuse, il faut recourir à des préparations colorées à l'hématoxyline ferrique et s'adresser aux parties profondes de l'objet: on pourra se convaincre ainsi de l'exactitude de la description de Meves[2]).

Les modifications des centrioles sont bien telles que les a décrites cet auteur: on comparera mes figures 60, 61 et 62 respectivement à ses figures 17, 25 et 30.

Le reste de l'idiozome a généralement une teinte brunâtre; parfois sa limite est légèrement violacée (fig. 61). Au début de la seconde période apparaissent dans le cytoplasme des gouttelettes de graisse (signalées, mais non figurées par Meves, ses figures étant faites d'après des préparations traitées à la térébenthine), qui s'accumulent constamment en

---

[1]) Elle en diffère cependant par la persistance dans l'acrosome d'une partie moyenne fortement colorée, persistance qui s'observe parfois, dans les préparations à la méthode de Benda, à des stades encore plus avancés.

[2]) Les figures 17 à 22 de Meves qui représentent la formation de la manchette aux dépens de filaments, sont manifestement prises, d'après l'aspect des noyaux et du cytoplasme, un peu en dedans de la couche périphérique de l'objet.

un point de la spermatide, au stade représenté dans la figure 61. Elles disparaissent dans la suite (v. plus loin).

Revenons aux mitochondries qui font l'objet principal de ces recherches. Elles sont, au début de la seconde période, réparties irrégulièrement dans le cytoplasme (fig. 60). Aux stades ultérieurs, elles se disposent de nouveau, comme au cours de la première période, à la périphérie de la spermatide (fig. 61): le développement de la manchette, qui atteint pendant ce temps son maximum, n'est probablement pas étranger à cette disposition. Enfin, à la fin de la seconde période, les mitochondries reprennent une situation quelconque dans le corps cellulaire, mais en respectant toujours le territoire de la manchette (fig. 62).

Les changements de forme des mitochondries pendant la seconde période sont les suivants. Elles augmentent d'abord nettement de volume; cette augmentation est beaucoup moins le résultat d'un accroissement des granulations mitochondriales, que d'un gonflement de leur substance: la plupart ont en effet, à la fin de ce processus, un aspect vésiculeux (fig. 61)[1]. Dans les derniers stades de la seconde période et jusqu'au début de la troisième, on trouve constamment dans la spermatide un grand nombre de mitochondries en forme de petits bâtonnets (fig. 62).

γ. Troisième et quatrième périodes: jusqu'à la maturation complète du spermatozoïde.
(Figures 63 à 68.)

Au cours de la troisième période, on voit tout d'abord disparaître la manchette; puis l'anneau dérivant du centriole distal émigrer le long du filament axile; enfin, la majeure partie du protoplasme s'éliminer. Cette période est pour nous la plus importante: c'est maintenant en effet, que va se former la gaîne mitochondriale de la pièce intermédiaire du spermatozoïde. Tous ces phénomènes, disparition de la manchette, migration de l'anneau, dépôt des mitochondries sur le filament axile, sont en relation étroite.

Le premier en date est la disparition de la manchette. Comme j'avais déjà pu le faire à l'occasion de mes observations sur la spermiogenèse du rat (1908. 2), je confirme encore une fois l'opinion de Meves et je rejette formellement celle d'autres auteurs, notamment de v. Mollé qui font

[1]) Cet aspect vésiculeux n'est pas artificiel: il s'accentue dans les parties médiocrement fixées, mais se trouve aussi constamment à ce stade dans les points les mieux conservés. (C'est par erreur que le graveur a donné cet aspect vesiculeux à certains chondriosomes des figures 47 à 53, 56 et 59.)

jouer à la manchette un rôle dans l'édification de la pièce intermédiaire. Chez le cobaye, la manchette dégénère en laissant des résidus assez durables: les filaments décrits et figurés par Meves (voir les figures 34, 35, 37, 38, 39, 42 et 47 *b* de cet auteur), et que l'on retrouve dans ma figure 65.

A la disparition de la manchette succède immédiatement, chez le cobaye, la migration de l'anneau[1]). Celui-ci n'a pas encore accompli la moitié de sa course, que les mitochondries viennent se grouper sur le filament axile et l'entourent étroitement (fig. 63)[2]). Le processus de la formation de la gaîne mitochondriale débute par conséquent, chez le cobaye comme chez le rat (cf. Duesberg, 1907), au voisinage de la tête.

Cette proposition est en contradiction avec l'opinion de Retzius (1909). Dans son travail sur les spermatozoïdes des Mammifères, Retzius représente planche 45, figure 10, un stade très avancé du développement de la spermatide. «. . . wo sich an den hinteren Partien des Verbindungsstücks die Körner um den Achsenfaden als Beleg angeordnet haben, am vorderen Teil aber diese Anordnung noch nicht eingetreten ist, sondern nur ein körniger Protoplasmaklumpen ihn einhüllt» (page 152). Malgré cette observation, je considère ma description comme exacte; la figure de Retzius représente, à mon avis, non pas un stade jeune, mais un stade avancé de la formation de la gaîne mitochondriale de la spermatide, à l'extrémité antérieure de laquelle une partie des grains mitochondriaux, par suite d'une cause traumatisante quelconque, se sont détachés. Je me permettrai aussi de faire remarquer que les «von Brunnsche Körner» apparaissent dans la spermatide en évolution, non pas comme de vagues granulations, ainsi qu'on pourrait le croire d'après la figure de Retzius, mais comme des éléments d'une netteté parfaite (cf. mes figures).

Les éléments mitochondriaux groupés autour du filament axile ont une forme granuleuse; ceux qui, dans la partie postérieure de la spermatide, sont encore disséminés sans ordre dans le cytoplasme, se présentent les uns sous forme de grains, les autres, comme au stade précédent, sous forme de bâtonnets. Ces derniers ne tardent pas à redevenir sphériques (fig. 64).

Les figures 64 et 65 montrent deux stades ultérieurs de la formation de la gaîne mitochondriale. A mesure que l'anneau chemine, de nou-

---

[1]) Chez le chat, la migration de l'anneau peut débuter avant la disparition de la manchette (Leplat, 1910).

[2]) Je reviendrai plus loin sur la description de Benda, qui admettait l'existence, autour du filament axile, d'une zone claire respectée pendant un certain temps par les mitochondries, et en concluait à la persistance de la manchette.

velles mitochondries se disposent autour du filament axile (fig. 64). Lorsque l'anneau est arrivé au terme de sa course, t o u s les chondriosomes de la spermatide sont groupés sur ce filament considérablement épaissi. Dans la figure 65 qui représente ce stade, de même que dans la figure 66, on trouve encore, même au pôle antérieur de la spermatide, quelques granulations colorées en violet: ces granulations doivent être rangées, à mon avis, dans les «tingierbare Körner» de von Ebner[1]).

D'après mes observations, la gaîne mitochondriale ainsi constituée ne subit plus guère de modifications. Les grains, disposés sans grande régularité autour du filament axile, sont d'abord bien sphériques et parfaitement individualisés. Après l'élimination du corps protoplasmique, dans la quatrième période de la spermiogenèse, par conséquent, la structure granuleuse de la gaîne mitochondriale s'atténue fortement (figures 67 et 68)[2]). Pour me faire une idée exacte de sa constitution, j'ai étudié, non seulement des coupes de testicules traitées par la méthode de Benda et par l'hématoxyline ferrique, mais encore des frottis de spermatozoïdes, fixés par les vapeurs d'acide osmique et colorés, soit par la méthode de Benda, soit par l'hématoxyline ferrique; j'ai aussi employé, sur des fragments d'épididyme, le chlorure d'or de Ranvier, qui m'avait donné de bons résultats pour la mise en évidence du filament spiral du spermatozoïde du rat. Par tous ces procédés, la gaîne mitochondriale apparaît

---

[1]) Les «tingierbare Körner» sont, chez le cobaye, les seuls produits constants de la dégénérescence du cytoplasme de la spermatide: on n'y trouve qu'exceptionnellement des gouttelettes de graisse (voir cependant ma figure 66). «Beim Meerschweinchen», écrit Meves, avec lequel je me trouve encore une fois d'accord, «sind Fettgranula nur während der zweiten Periode, meistens sogar nur während des ersten Teiles derselben, im Zellleib vorhanden, später dagegen, und auch in den abgestoßenen Cytoplasmaballen, meistens nicht nachweisbar» (p. 395).

Les «tingierbare Körner» se colorent par la méthode de Benda, soit en brun, soit en violet.

[2]) On remarquera dans ces figures, l'aspect de la tête du spermatozoïde après l'emploi de la méthode de Benda. La tête proprement dite, colorée en brun, se décompose en trois parties: une partie postérieure assez claire, une partie moyenne plus foncée et une partie antérieure très claire: cette dernière n'est pas signalée par Meves. L'acrosome se comporte d'une façon très variable suivant la décoloration: tantôt il est violet (cf. la fig. 62) avec des bandes plus foncées; tantôt il est complètement brun, sans que la gaîne mitochondriale soit cependant décolorée. Entre ces deux extrêmes, il y a toutes les transitions; la décoloration débute toujours à l'extrémité antérieure, marque dans l'épaisseur de l'acrosome toute une série de couches, séparées par des lignes concentriques (fig. 68), et respecte en dernier lieu la limite entre l'acrosome et la portion postérieure de la tête (fig. 67). Cette limite apparaît souvent granuleuse.

comme un manchon complet, dans lequel on reconnaît encore vaguement les granulations des stades précédents (figure 68). Comment s'est formé ce manchon? est-il le produit de la confluence des mitochondries ou le résultat du dépôt entre celles-ci d'une substance unissante? C'est ce qu'il me paraît bien difficile de trancher d'une façon formelle; mes préférences vont cependant, en me basant sur ce qui se passe chez le rat, à la seconde manière de voir.

Quoiqu'il en soit, une chose est certaine: il n'y a, chez le cobaye, formation ni d'un filament spiral[1], comme chez le rat ou la souris, ni de disques, comme chez le chat (Leplat 1910). Cette conclusion repose tout d'abord sur l'étude minutieuse des différentes étapes de la formation de la gaîne mitochondriale et du spermatozoïde mûr. Si l'on met au point sur la surface de cette gaîne, on ne voit pas traces de striation. En coupe optique, on n'observe pas la disposition régulièrement alternante des granulations, que l'on devrait trouver si l'on avait affaire à un filament spiral. On constate parfois cependant, que quelques grains sont disposés régulièrement en regard les uns des autres (fig. 66 en haut): ce qui pourrait faire penser à l'existence de disques. L'étude des coupes transversales permet de rejeter cette hypothèse. Enfin, il n'est pas rare de trouver dans les préparations, des spermatozoïdes ayant, par suite d'un traumatisme quelconque, perdu les éléments de leur gaîne mitochondriale dans une certaine étendue de la pièce intermédiaire: dans ces conditions, leur nature granuleuse ne fait plus aucun doute. Retzius (1909) a fait une observation analogue (voir sa figure 9, planche 44).

III. Partie bibliographique et théorique.

Dans son mémoire désormais classique sur le Nebenkern de la spermatide des Invertébrés, Meves (1900) a fait un exposé critique complet de la littérature des chondriosomes des cellules séminales: aussi ne ferai-je qu'exceptionnellement mention des données antérieures à ce travail.

Je me suis efforcé par contre, de réunir tout ce qui a paru depuis cette époque sur la question, et j'espère n'avoir omis aucun travail important. J'ai divisé ce chapitre en trois parties: la première comprend la littérature de l'appareil mitochondrial des cellules séminales des In-

[1]) Malgré l'opinion contraire de Benda, qui écrivait en 1898 (p. 397): ». . . ich besitze nunmehr Präparate von *Phalangista*, Maus, Meerschweinchen . . . Überall resultiert hier aus dem Chondriomitom eine dicht gewundene Spirale. . .«

vertébrés; la seconde a trait aux Vertébrés; la troisième est consacrée à la critique d'un récent travail de Goldschmidt (1909), et à quelques remarques d'ordre général[1]).

1. Invertébrés.

Les auteurs qui se sont occupés depuis 1900, d'une façon spéciale ou simplement occasionnelle, des chondriosomes des cellules séminales des Invertébrés, sont, à ma connaissance, Meves (1900, 1903, 1907, 1), Prowazek (1902, 1, 2 et 3), N. Holmgren (1902), Baumgartner (1902), Voinov (1903), Benda (1903), Henneguy (1904), Bonnevie (1904), Retzius (1904), Bouin (1905), Tretjakoff (1905), Depdolla (1905 et 1906), Pantel et de Sinéty (1906), Doncaster (1906), Koltzoff (1906 et 1908), Gross (1907), Schäfer (1907), Otte (1907), Zweiger (1907), Wilke (1907), Wassilieff (1907), Popoff (1907), Weygandt (1907), G. Arnold (1908), Davis (1908), Meves et Duesberg (1908), Lams (1908), Giglio-Tos et Granata (1908), Mayer (1908), Spitschakoff (1909), von Baehr (1909), Morse (1909), Gérard (1909), Oettinger (1909), Buchner (1909), Nordenskiöld (1909), Dingler (1910), Fauré-Frémiet (1910) et Montgomery (1910). Je ne reviendrai pas sur la critique du travail de Wassilieff, amplement faite plus haut, mais je crois devoir ajouter encore à cette liste trois travaux d'ovogenèse, ceux de Moroff (1909), de Jörgensen (1910) et de Schaxel (1910).

Meves (1900) a étudié la formation du Nebenkern de von la Valette St. George chez *Paludina vivipara* et *Pygaera bucephala*. Les résultats principaux de ce travail ont été de démontrer l'identité des cytomicrosomes de von la Valette St. George et des mitochondries de Benda, et la nature mitochondriale du Nebenkern, de préciser les homologies entre les différentes parties du spermatozoïde des Vertébrés et des Invertébrés, et de mettre un terme à l'extrême confusion qui régnait dans la nomenclature des éléments de la spermatide.

Chez *Paludina*, espèce pourvue, ainsi qu'on le savait depuis longtemps, de deux formes de spermatozoïdes. Meves put conserver les chondriosomes par le sublimé acétique, fait assez exceptionnel pour mériter d'être signalé. Dans les spermatogonies, il trouve des granulations mitochondriales groupées autour de l'idiozome. Dans les gros spermatocytes

---

[1]) Une partie de la bibliographie sur les mitochondries vient de paraître dans le mémoire de Prenant (1910). L'auteur s'étant placé à un point de vue très différent du mien, et ses indications n'étant d'ailleurs pas complètes, je n'ai pas cru devoir modifier cette partie de mon travail.

de premier ordre, qui formeront les spermatozoïdes oligopyrènes (wurmförmige Spermien, d'après l'ancienne nomenclature), la forme des chondriosomes ne se modifie pas. Dans la spermatide en développement, les mitochondries se disposent autour des bâtonnets centriolaires, de façon à former dans le spermatozoïde adulte une gaîne (granuleuse) striée transversalement.

Dans les petits spermatocytes de premier ordre, qui donneront naissance aux spermatozoïdes apyrènes (haarförmige Spermien), les mitochondries se fusionnent pour former des filaments, puis des boucles, généralement au nombre de huit, disposées autour de l'idiozome jusqu'aux prophases de la première division de maturation. A la métaphase, elles entourent la figure achromatique, pour s'insinuer à l'anaphase entre les chromosomes-filles; elles se divisent par étranglement pendant la séparation des cellules, de telle sorte que chacune de celles-ci reçoive une quantité sensiblement égale de substance mitochondriale. Les mêmes phénomènes se reproduisent dans la seconde division de maturation.

Chaque spermatide renferme quatre boucles, qui se transforment ensuite en vésicules. Ces vésicules se placent au pôle postérieur du noyau et entourent le centriole. Elles s'allongent en même temps que la spermatide évolue, et forment une gaîne au Mittelstück du spermatozoïde. Les derniers stades de cette évolution sont représentés dans le travail de Meves de 1903, figures 37 à 55.

Meves découvrit qu'il existe aussi chez *Pygaera* deux espèces de spermatozoïdes. Dans les gros spermatocytes de premier ordre, qui donnent ici le type normal de spermatozoïde (eupyrène), (et les phénomènes sont identiques dans les petits spermatocytes formant les spermatozoïdes apyrènes — 1903 —), les chondriosomes sont de petites vésicules, formées d'une écorce fortement colorée et d'un contenu plus pâle. Ces éléments entourent le fuseau pendant la première division de maturation, et à la métaphase, s'alignent et confluent de façon à former des filaments de même structure que les vésicules. On observe ensuite: «. . . daß die helle Innensubstanz der Mitochondrien sich an den Kettenenden ansammelt und hier vielfach zu größeren Bläschen konfluiert. Die auf diese Weise stark aufgetriebenen Kettenenden stehen durch einen dünnen äquatorialen Strang in Verbindung, der ausschließlich aus Schalensubstanz besteht . . . Wenn die Entfernung zwischen den beiden Tochterkernen noch größer wird, schnürt sich der Mitochondrienmantel im Äquator sanduhrförmig ein, wobei sich die äquatorialen Stränge noch weiter verdünnen. . . . Schließlich schwinden die Stränge, welche die beiden Hälften des Mitochondrienmantels verbinden, vollständig. Jede Hälfte

rundet sich zu einem mühlsteinförmigen Gebilde ab . . .» (p. 570—571). Dans les spermatocytes de second ordre, les chondriosomes reprennent leur forme vésiculeuse, pour subir de nouveau, au cours de la seconde division, les changements décrits ci-dessus. Dans la spermatide, le corps mitochondrial, placé tout d'abord au pôle antérieur de la cellule, subit une rotation et passe au pôle postérieur. En même temps, la substance claire qu'il renferme commence à s'accumuler à la périphérie et y forme une couche d'aspect vacuolaire. Le Nebenkern s'allonge ensuite le long du filament axile et finit par lui constituer une gaîne. Les figures qui accompagnent le travail de 1903 et se rapportent à l'évolution des spermatozoïdes apyrènes, montrent que le corps mitochondrial ne se divise pas chez *Pygaera* et qu'il passe au cours de son allongement par un stade de vacuolisation secondaire, analogue à celui que j'ai décrit plus haut chez *Blatta germanica*: on comparera la figure 140 de Meves (1903), à mes figures 32 et 33.

Le travail de Meves, qui a eu le mérite, comme le dit si bien Henneguy (1904) «de débrouiller l'origine des éléments figurés qu'on peut observer dans les cellules testiculaires (p. 662)», n'a pas immédiatement porté tous ses fruits: un bon nombre d'auteurs ont encore, après lui, confondu le corps mitochondrial avec d'autres parties de la spermatide, et notamment avec le reste du fuseau. Ainsi Baumgartner (1902) décrit, chez *Gryllus assimilis*, un Nebenkern dont la structure présente successivement toutes les phases caractéristiques par lesquelles passe le corps mitochondrial: d'abord filamenteux, puis plus ou moins homogène, puis formé d'une masse centrale fortement colorée et d'une couche périphérique vacuolaire, ce corps s'allonge en même temps que la spermatide, entoure, sans subir de division, le filament axile et lui forme une gaîne. Il est bien certain que cet élément n'est pas un dérivé des fibres du fuseau, comme le veut Baumgartner, mais qu'il est de nature mitochondriale: les filaments qui lui donnent naissance sont des chondriocontes enveloppant la figure achromatique[1]).

Voinov (1903) a commis la même erreur. Il décrit, dans les spermatocytes de *Cybister Roeselii*, trois zones: une zone périphérique hyaline, une zone moyenne granuleuse et une zone interne entourant immédiatement le noyau. La zone moyenne serait, pour Voinov, formée de granulations mitochondriales, qui sont refoulées à la périphérie de la cellule

---

[1]) Il n'est pas sans intérêt de faire remarquer que Baumgartner n'a trouvé le Nebenkern bien fixé que dans les préparations au liquide de Flemming.

pendant la division. Aux dépens de la zone interne se forment des fibrilles, aussi longues que la cellule elle-même, qui entourent le fuseau, et pendant la cytodiérèse se partagent entre les cellules-filles. Dans la spermatide, les granulations mitochondriales se dispersent sans localisation déterminée. Les fibrilles périphériques du fuseau, par contre, forment le Nebenkern. Celui-ci s'allonge ensuite et enveloppe le filament axile: dans les figures 51 et 52 de Voinov, ce que l'auteur décrit comme »baguette centrosomique« pourrait bien n'être autre chose qu'un indice de la division du Nebenkern.

J'ai montré récemment (1910, 2) que les fibres périphériques de Voinov sont des chondriomites et que le travail de cet auteur démontre par conséquent, contrairement à ce qu'il croit, la nature mitochondriale du Nebenkern. Cette critique avait du reste déjà été faite, sans que j'en eusse connaisance, par Giglio-Tos et Granata (1908): «. . . non 'la couronne granuleuse' è da ritenersi come rappresentante dell' apparato mitocondriale, come Voinov crede, ma la seconda, e le fibre periferiche del fuso sarebbero, secondo noi, per l'appunto altrettanti condriomiti nel senso di Benda» (p. 6). Dans le même travail (1910, 2), j'ai eu l'occasion de signaler «que d'autres auteurs ont commis la même erreur: Doncaster (1906) et Arnold (1908) décrivent comme reste du fuseau, dans la spermatide respectivement d'*Apis* et d'*Hydrophilus*, ce qui n'est bien certainement que le corps mitochondrial» (p. 608).

N. Holmgren (1902) a vu les éléments mitochondriaux dans les cellules séminales de *Silpha carinata*. Il décrit dans les spermatogonies primaires des mitochondries, qui disparaîtraient dans les générations ultérieures de spermatogonies: ce qui démontre à mon avis, l'insuffisance de la technique employée, sur laquelle l'auteur ne donne malheureusement aucun renseignement. Dans les spermatocytes, les chondriosomes réapparaissent sous forme de vésicules, dont Holmgren admet d'ailleurs la continuité avec les mitochondries des spermatogonies. Ces vésicules ont une tendance à s'aligner pendant la division, en entourant la figure achromatique, et les piles ainsi formées s'étranglent en leur milieu à l'anaphase. Dans les spermatides, il se forme un corps mitochondrial, homogène d'abord, puis à périphérie vacuolisée. Ce Nebenkern se divise en deux parties, puis s'allonge et redevient homogène: il est alors formé de deux tigelles entourant le filament axile. Dans la suite, ces tigelles subiraient une «Auflösung».

J'ai déjà dit plus haut que la technique de Holmgren me paraît

suspecte; de plus, ses images sont insuffisantes pour donner une idée des modifications délicates du corps mitochondrial dans les dernières phases de la spermiogenèse.

Prowazek fournit dans trois travaux (1902, 1, 2 et 3), des données sur les chondriosomes des éléments sexuels mâles d'*Helix pomatia*, d'*Oryctes nasicornis* et de l'écrevisse. Il décrit dans la spermatide d'*Helix*, le dépôt des mitochondries autour du filament axile: ses images manquent malheureusement tout-à-fait de netteté. Chez *Oryctes*, il figure d'une façon un peu plus distincte un amas de granulations groupées à un pôle de la spermatogonie ou du spermatocyte, leur répartition plus régulière dans le protoplasme de la cellule en division, et la formation à leurs dépens d'un Nebenkern d'abord homogène, puis constitué d'une couche médullaire foncée et d'une couche corticale claire. Les figures 52 et 53 montrent nettement la division du corps mitochondrial en deux parties, les figures 58 à 64, le rôle de ce corps dans la constitution de la queue du spermatozoïde.

Chez l'écrevisse, Prowazek a vu, dans les spermatogonies et dans les spermatocytes, des mitochondries présentant une tendance à s'aligner en chaînettes pendant la division; leur répartition entre les cellules-filles se fait d'une façon sensiblement égale. L'aspect des figures de ce mémoire me porte à croire que Prowazek n'a pas obtenu une conservation suffisante des éléments mitochondriaux.

Benda, dans son article critique sur les mitochondries (1903), confirme ses observations antérieures sur les chondriosomes des cellules séminales des Invertébrés (1898 et 1899), et donne quelques figures, déjà mentionnées plus haut, représentant le sort des chondriocontes pendant les mitoses de maturation de *Blaps*.

Dans son excellent livre, Henneguy (1904) donne quelques bonnes images de chondriosomes dans les spermatocytes, et du Nebenkern dans la spermatide de plusieurs espèces d'Insectes. Chez *Pyrrhocoris apterus*, il figure dans des spermatocytes au repos et en division, traités à l'état frais par le violet dahlia, des chondriocontes qui correspondent, comme nous le verrons plus loin, aux «pseudochromosomes» de Gross (1907)[1]. Dans la spermatide, le corps mitochondrial se divise en deux parties,

[1]) Fauré-Frémiet a récemment figuré, lui aussi, les chondriocontes des spermatocytes de *Pyrrhocoris apterus* (1910, fig. 3).

entre lesquelles s'insinue le filament axile pour s'en envelopper. Chez *Forficula auricularia*, les chondriosomes des spermatocytes sont des filaments fortement pelotonnés, disposition qui rappelle beaucoup celle décrite par ZWEIGER (1907, v. plus loin) chez la même espèce; dans la spermatide, le corps mitochondrial, de structure filamenteuse, ne se diviserait pas, d'après les figures de l'auteur, pour entourer le filament axile[1]). Dans les spermatocytes de *Gryllus campestris*, HENNEGUY trouve des chondriosomes en forme de vésicules à parois fortement colorées, disposées en pile ou en un amas unique. Pendant la première division . . . «le groupe des mitochondries semble se désagréger et un certain nombre de vésicules émigrent vers chacun des pôles de la cellule. Lors de la seconde division des spermatocytes, les mitochondries se disposeraient au contraire autour du fuseau, pour se condenser ensuite à chacune de ses extrémités, sous forme d'un amas plus compact que dans les spermatocytes (p. 663)». HENNEGUY confirme les observations de MEVES (1900) sur la nature et le sort du Nebenkern de la spermatide, non seulement pour *Pyrrhocoris* et *Forficula*, comme nous venons de le voir, mais encore pour *Gryllus*, *Caloptenus*, *Locusta*, *Bombyx*, *Hyponomeuta* et *Lepisma*.

A un stade déterminé du développement de la spermatide d'*Enteroxenos östergreni*, BONNEVIE (1904) trouve les mitochondries accumulées au pôle postérieur de la cellule, c'est-à-dire au voisinage des centrioles. Elles formeraient en dernière analyse une gaîne spiraloïde dans la région du Mittelstück du spermatozoïde; cette gaîne ne repose pas directement sur le filament axile, mais en est séparée par une «Umhüllungsmembran» d'origine cytoplasmique ou centriolaire.

Dans une communication au congrès des Anatomistes, à Iena, RETZIUS (1904) a décrit, à la partie postérieure de la tête des spermatozoïdes des Polychètes, quatre corps réguliers, en forme de sphères, entourant l'origine de la queue. Chez les Mollusques lamellibranches, il a vu des formations analogues, mais le nombre des sphérules peut être plus grand. RETZIUS considère à juste titre ces éléments comme des chondriosomes.

En traitant des testicules de *Scolopendra* par le formol picroacétique ou le sublimé, et en colorant les coupes par l'hématoxyline ferrique,

---

[1]) Ce qui est probablement inexact (v. p. 88.)

Bouin (1905) a trouvé dans les spermatogonies des granulations et de courts bâtonnets, dans les spermatocytes de premier ordre des filaments et des boyaux plus volumineux, fortement colorés en noir. D'abord localisées en un point du spermatocyte, ces formations augmentent pendant la période d'accroissement et finissent par entourer complètement le noyau. Aux prophases de la première division, la plupart se résolvent en granulations et disparaissent; le restant est refoulé à la périphérie de la cellule par les asters et passe dans les spermatocytes de second ordre. Pendant la seconde division, les granulations conservent la même situation. Dans les spermatides, elles se disposent au pôle postérieur en un amas, dont le sort ultérieur n'a pas été déterminé avec certitude; dans certains cas, on les voit former un anneau entourant l'origine du filament axile.

De l'aspect morphologique de ces éléments, de leur façon de se comporter pendant la division des spermatogonies et de leur sort tel qu'il a pu être établi pour certaines spermatides, je crois pouvoir conclure que Bouin a eu sous les yeux des chondriosomes. Il est par conséquent dans l'erreur quand il les considère comme des produits de différenciation du cytoplasme, et aussi quand il les range, avec toute une série d'éléments différents, dans l'ergastoplasme de Prenant. La question de savoir si la façon si particulière dont ces corps paraissent se comporter pendant les divisions de maturation, ne dépend pas d'une conservation insuffisante, hypothèse vers laquelle j'incline fortement, ne peut être tranchée que par de nouvelles recherches sur cet objet, traité par des méthodes convenables.

Tretjakoff (1905) trouve dans les jeunes spermatocytes de l'*Ascaris* mégalocéphale, des granulations fortement colorables en noir par l'hématoxyline ferrique, disposées entre les éléments vitellins. Elles confluent ensuite, de façon à former de petits bâtonnets, qui s'enfoncent dans les grains vitellins. Cette disposition se maintient pendant les divisions de maturation, jusque dans les jeunes spermatides. Là, les bâtonnets se transforment de nouveau en granulations, qui se disposent au centre de la cellule, tout autour du noyau. Dans le spermatozoïde adulte, elles se groupent de préférence à l'extrémité postérieure de la tête. Tretjakoff conclut: «Ihren topographischen Eigenschaften nach entsprechen die Körner am meisten den Mitochondria Bendas» (p. 425)[1]).

---

[1]) Chez une forme voisine, Ascaris canis, Marcus (Eireife und Samenreife bei Ascaris canis, Arch. f. mikr. Anatomie, 1906), signale l'expulsion de «trophochromatine» dans le protoplasme du spermatocyte. Les figures (figures 1 dans le texte,

Mayer (1908) a confirmé dans leurs grandes lignes les observations de Tretjakoff et reconnu nettement, grâce à la méthode de Benda, la nature mitochondriale des granulations et des bâtonnets en question. Elles constitueraient pour lui, un «Schutzpanzer» à la tête du spermatozoïde.

Tout récemment, Meves (1910, 2) s'est également prononcé en faveur de la nature mitochondriale des grains qui entourent le noyau du spermatozoïde de l'*Ascaris*, tout en leur attribuant une valeur très différente de celle qu'ils ont pour Mayer. J'ai personnellement fait des observations analogues à celles des trois auteurs prémentionnés, mais je crois devoir ajouter: 1. que les chondriosomes existent déjà dans les spermatogonies de l'*Ascaris*, sous forme de très fines granulations, colorables en violet par la méthode de Benda; 2. qu'il me paraît probable que les bâtonnets mitochondriaux des spermatocytes en division ne sont pas à l'intérieur des éléments vitellins, mais reposent à la surface de ceux-ci.

Chez le lombric, Depdolla (1905 et 1906) n'a reconnu la présence de chondriosomes que dans les spermatocytes de premier ordre. Il les représente sous forme de granulations très peu abondantes, entourant le premier fuseau de maturation (1906). Ces granulations disparaîtraient d'après lui, dans l'intercinèse. Elles se retrouvent autour de la seconde figure de division, formant un anneau au niveau de la plaque équatoriale. Depdolla admet une répartition égale de grains mitochondriaux entre les cellules-filles. Dans la spermatide, les mitochondries se disposent en un amas serré, placé au pôle postérieur de la cellule, et entourant les centrioles. Elles forment en dernière analyse, une gaîne granuleuse qui enveloppe le Mittelstück et s'étend un peu en avant sur la tête du spermatozoïde.

Cette histoire de l'évolution des chondriosomes des cellules séminales du lombric demanderait à être complétée, surtout en ce qui concerne les premiers stades (périodes de multiplication et d'accroissement). Il est probable cependant, étant donnée la brièveté du Mittelstück, que les granulations mitochondriales sont réellement, chez cette espèce, peu abondantes, et que le lombric constitue par conséquent un objet peu favorable pour leur étude.

2c et 3b, pl. XXXI) par lesquels l'auteur croit démontrer l'existence de ce processus, n'ont à mon avis, aucune valeur démonstrative, et mes propres observations sur l'Ascaris megalocéphale me permettent de contester le fait. Quant aux mitochondries, elles ne sont l'objet dans ce travail que d'une mention sommaire, et n'ont d'ailleurs pas été vues par Marcus.

Les observations de Pantel et de Sinéty (1906) ont porté sur *Notonecta glauca*. Ces auteurs n'ont pas trouvé d'éléments mitochondriaux dans les spermatogonies. Dans les jeunes spermatocytes, ils décrivent un amas de «pseudochromosomes», formation transitoire. A la fin de la période d'accroissement, apparaît «un nouveau produit d'élaboration cytoplasmique», qui peut se présenter sous deux formes. L'une, constante, comprend le «matériel périaxile simple» de Pantel et de Sinéty: c'est un amas de granulations, entourant le noyau du spermatocyte, puis la figure de division, et se répartissant d'une manière égale à la fin de la mitose entre les cellules-filles. Dans la spermatide, ces granulations forment le Nebenkern. Outre ce matériel périaxile simple, Pantel et de Sinéty ont encore trouvé dans certains cas ce qu'ils appellent le «matériel périaxile figuré», formé de bâtonnets flexueux. Ce matériel, quand il existe, intervient lui aussi dans la constitution du Nebenkern.

D'abord homogène, ce dernier apparaît bientôt formé d'un grand nombre de couches concentriques. Il se divise ensuite en deux parties, prend une structure filamenteuse et forme une gaîne au filament axile.

L'étude que je viens de résumer n'est pas sans présenter de sérieuses lacunes au point de vue des chondriosomes, et tout particulièrement encore une fois au début de l'évolution des cellules séminales. De la description de Pantel et de Sinéty, il semble cependant bien résulter que le matériel périaxile simple est de nature mitochondriale. Quant au matériel périaxile figuré, deux hypothèses se présentent: ou bien, il s'agit de chondriomites, et alors le matériel périaxile simple n'est probablement qu'un produit de fragmentation de ces chondriomites, fragmentation due à une conservation insuffisante; ou bien, ces éléments sont les homologues des «Archiplasmaschleifen» (Benda) d'Helix et alors, ils n'interviennent certainement pas dans la formation du Nebenkern vrai. J'attire encore l'attention sur l'inexactitude du terme «différenciation cytoplasmique», appliqué aux chondriosomes. Enfin, je me permettrai de faire remarquer que les auteurs se font une singulière idée de la valeur des caractères fournis par l'évolution bien définie d'un élément cellulaire. Ils écrivent en effet: «Si nous devons réserver le nom de Nebenkern pour une formation qui fournit la gaîne et est de nature mitochondriale, quel nom donner à une autre qui formerait la gaîne, bien que non mitochondriale« (p. 163)? Contrairement à ce que pensent Pantel et de Sinéty, on peut dire à priori qu'une telle substance ne se rencontrera pas, ce caractère évolutif suffisant pour affirmer la

nature mitochondriale d'un élément déterminé. Les exemples qu'ils citent de Nebenkern fusoriaux, et notamment ceux de Baumgartner et de Voinov, doivent s'interpréter tout autrement (voir plus haut).

Un remarquable travail est celui de Koltzoff (1906) sur la spermiogenèse et les spermatozoïdes des Décapodes: Koltzoff a fait ses observations, non seulement sur des cellules fixées (de préférence au sublimé ou au sublimé acétique à 5%), mais aussi sur le vivant: il considère même l'observation sur le frais comme la méthode de choix pour l'étude des chondriosomes. Les spermatides des différentes espèces de Décapodes qu'il a étudiées, renferment des mitochondries assez volumineuses, qui se disposent peu de temps après la seconde division de maturation, à la partie postérieure du noyau, entre celui-ci et l'ébauche d'une capsule de chitine, qui contribuera à former l'homologue de la queue des spermatozoïdes flagellés, et autour des centrioles. Dans les stades ultérieurs, une partie de ces granulations se répandent sur le noyau de la spermatide: elles se fusionnent et forment des bandes de disposition variable, souvent spiraloïde, entourant la tête du spermatozoïde. Le reste des mitochondries demeure dans la région du cou et contribue à former une corolle de prolongements filiformes, dont le nombre varie avec les espèces, mais est généralement de trois.

Reconnaissons tout d'abord à Koltzoff le mérite d'avoir établi le premier, par la seule méthode possible, l'étude de la spermiogenèse, la valeur des différentes parties du spermatozoïde de forme si bizarre des Décapodes. Ce travail renferme en outre des indications extrêmement curieuses sur les mouvements, inconnus jusque là, de ces spermatozoïdes. Au point de vue qui nous occupe pour le moment, les recherches expérimentales et les conclusions de Koltzoff sont particulièrement intéressantes. En mettant des spermatozoïdes dans des solutions hypotoniques, Koltzoff a vu leurs prolongements se rétracter et la tête se déformer; replacés dans des solutions isotoniques, les spermatozoïdes reprennent leur forme primitive, si l'action nocive de la première solution n'a pas été trop prononcée. Koltzoff en vient à admettre la présence dans ces éléments d'un squelette résistant, mais en même temps élastique. Ce squelette est constitué, pour lui, par les formations mitochondriales logées dans les prolongements et entourant la tête du spermatozoïde. Ce sont les mitochondries qui déterminent la forme de la cellule: elles jouent, et c'est là la conclusion principale de Koltzoff, le rôle d'une «formbildende Substanz».

Dans un travail ultérieur (1908), Koltzoff publie des observations sur le squelette de la tête des spermatozoïdes filiformes, faites chez un grand nombre d'espèces. Il décrit l'existence 1. d'une membrane semi-perméable, qu'il met en évidence par les solutions hypotoniques; 2. de fibres résistantes et élastiques, rectilignes ou enroulées en spirale, qui donneraient à la tête du spermatozoïde sa forme caractéristique.

Si la nature mitochondriale du squelette des spermatozoïdes des Décapodes me paraît bien établie, il n'en est pas de même pour les fibres décrites par Koltzoff dans son dernier travail. De plus, tout en louant sans réserve les belles observations de Koltzoff, je ne puis, comme je l'ai déjà fait remarquer dans un travail antérieur (1910, 2), reconnaître une portée générale à ses conclusions sur la valeur des chondriosomes. Je suis tout disposé à admettre qu'ils peuvent réellement, dans un cas particulier, jouer le rôle d'un squelette, que c'est la présence de ces éléments résistants qui donne aux spermatozoïdes des Décapodes leur forme caractéristique, la forme d'une cellule libre constituée uniquement de protoplasme liquide devant être, comme le fait justement remarquer Koltzoff, parfaitement sphérique: mais ce rôle est, à mon avis, purement occasionnel, et, disons-le, accessoire. La substance mitochondriale a une valeur beaucoup plus considérable que celle que Koltzoff lui attribue.

Je crois encore utile d'attirer l'attention sur le point suivant: des observations de Koltzoff, il résulte que le spermatozoïde des Décapodes fournit dans la fécondation, non seulement un apport de chromatine, mais encore de substance mitochondriale: une partie tout au moins des mitochondries, celles qui forment le squelette de la tête, pénètrent immanquablement dans l'œuf.

Gross (1907) décrit l'apparition dans l'«endoplasme» des spermatocytes de premier ordre de *Pyrrhocoris apterus*, de grosses granulations, qu'il appelle avec Henking (1891), «Dotterkugeln». Ces granulations se répandent autour de la figure de division et sont réparties très également entre les cellules-filles. Dans la spermatide, elles se condensent en un Nebenkern, d'abord homogène, puis formé de couches concentriques, lequel se divise en deux parties et engaîne le filament axile.

Dans les testicules de deux individus, et dans quelques follicules seulement, Gross a trouvé ce qu'il appelle des «pseudochromosomes», c'est-à-dire des filaments assez longs et flexueux. Les pseudochromosomes se comportent exactement comme les «Dotterkugeln»: pendant

les divisions de maturation, ils passent, sans se diviser, dit l'auteur, en quantité égale dans les cellules-filles (quelques figures — 143 à 145 et 147 à 149 — les montrent fortement raccourcis et présentant un aspect à peu près identique à celui des «Dotterkugeln» des figures 82 à 85 par exemple). Dans la spermatide, ils contribuent à former le Nebenkern.

Meves a déjà montré (1900), ce qui paraît malheureusement avoir échappé à Gross, que les «Dotterkugeln» de Henking sont des éléments mitochondriaux: je crois pouvoir ajouter que les pseudochromosomes et les «Dotterkugeln» sont une seule et même chose, des chondriocontes, et que la forme granuleuse représentée par Gross dans sa première série de figures, est le résultat d'une mauvaise fixation. Les pseudochromosomes de l'auteur sont par contre des chondriocontes en bon état de conservation. A l'appui de ma manière de voir, je signalerai l'absence de «Dotterkugeln» dans les figures de Gross où les pseudochromosomes sont bien nets (figures 136, 138, 139, 140, 141 et 142), et je rappelerai les observations de Henneguy et de Fauré-Frémiet sur la même espèce[1]).

Chez *Dytiscus*, Schäfer (1907) a vu, dans les spermatogonies, de fines mitochondries, qui, dans les spermatocytes de premier ordre, s'alignent et forment de très grêles chondriomites, groupés d'abord à un pôle du noyau. Dans les spermatocytes de second ordre, ces éléments se transforment en petites vésicules. La persistance des chondriosomes pendant la division, et leur répartition sensiblement égale entre les cellules-filles a été observée par l'auteur, non seulement pendant la période de maturation, mais encore pendant la période de multiplication.

Dans la spermatide, les vésicules confluent en un corps homogène, qui finit par former une gaîne au filament axile, après s'être, selon toute probalité, d'après la figure 44 (à gauche) de l'auteur, scindé en deux parties.

Les premières phases de l'évolution des chondriosomes des cellules séminales de *Locusta* ne présentent, d'après les observations de Otte (1907), rien de particulier: granulations mitochondriales dans les spermatogonies, corps mitochondrial formé d'anneaux ou de petites vésicules dans les spermatocytes de premier ordre; au début de la première division de maturation, fragmentation de ce corps, distribution régulière des

[1]) Les observations de Fauré-Frémiet diffèrent de celles de Gross en ce que l'auteur français admet la division transversale des chondriocontes pendant la mitose.

fragments autour de la figure achromatique, et répartition égale entre les cellules-filles. Je signalerai seulement: 1. l'aspect particulier du corps mitochondrial de la figure 28 de l'auteur, qui rappelle cellui du Nebenkern d'une spermatide, bien qu'il s'agisse indubitablement ici d'un spermatocyte de premier ordre; 2. le peu d'abondance des chondriosomes.

Dans la spermatide, il se formerait deux corps mitochondriaux. Le premier se constitue aux dépens des chondriosomes qui entourent les filaments du fuseau. Il prend une forme arrondie; les granulations qu'il renferme se condensent en une masse centrale fortement colorée, entourée d'une couche claire: c'est le stade, déjà signalé tant de fois, par lequel passe presque tout Nebenkern. Le corps mitochondrial s'allonge ensuite, redevient homogène, se replie pour entourer le filament axile et lui constitue une gaîne définitive. Les grains placés à l'extrémité du fuseau, à la fin de la seconde division de maturation, forment un second élément, qui s'accole à l'idiozome, pour s'en séparer ensuite et être finalement rejeté hors de la spermatide. Otte le considère comme l'homologue du reste de l'idiozome, qui n'intervient pas dans la formation de la coiffe céphalique du spermatozoïde. Je ferai remarquer tout d'abord que la nature mitochondriale du l'«Idiozomrest» de Otte ne me paraît nullement établie; 2. que si la filiation admise par l'auteur, c'est-à-dire la formation de ce corps aux dépens de granulations distinctes de l'idiozome, quelle que soit leur nature, est correcte, ce corps ne présente aucune homologie, contrairement à ce que l'auteur paraît croire, avec le «Sphärenrest» de Lenhossék, qui est bien un résidu de l'idiozome et quelque chose de tout-à-fait distinct des mitochondries.

Zweiger (1907), élève de Ziegler, décrit dans les spermatocytes de premier ordre de *Forficula*, un corps mitochondrial en forme de croissant, qui coiffe un pôle du noyau et présente un aspect très variable (cf. les figures 11, 12, 13 et 14 de l'auteur): l'un de ces aspects (fig. 14) rappelle assez bien celui représenté antérieurement par Henneguy (1904, voir plus haut). L'interprétation des deux auteurs diffère cependant: Zweiger considère ce corps mitochondrial comme formé de vésicules, Henneguy voit des filaments entortillés; je dois avouer que la figure de ce dernier me paraît plus fidèle.

On observe encore une fois pendant les divisions de maturation, la disposition des chondriosomes, que Zweiger décrit maintenant comme des filaments, autour de la figure achromatique, et leur division transversale; dans la spermatide, la formation d'un Nebenkern d'abord plus ou moins homogène, puis à périphérie vacuolisée, constituant finalement

une gaîne très fine au filament axile. Zweiger confirme Henneguy sur l'absence de division du Nebenkern: tous deux sont d'ailleurs en désaccord avec von la Valette St. George (1887), qui la décrit et a selon toute probabilité raison.

Un autre élève de Ziegler, Wilke (1907), a publié des observations sur la spermatogenèse d'*Hydrometra lacustris*. Il trouve, dans les spermatogonies de cette espèce, de fins chondriocontes renflés aux extrémités, qui persistent sous cette forme pendant la mitose et se divisent transversalement. Ils deviennent difficilement colorables dans les jeunes spermatocytes et ne réapparaissent nettement, sous la même forme d'ailleurs que dans les spermatogonies, qu'à un stade avancé de la période d'accroissement. Ils se comportent pendant les mitoses de maturation de la même façon que pendant les divisions de la période de multiplication. Dans la spermatide, ils forment un Nebenkern constitué d'un grand nombre de couches concentriques, qui s'allonge dans la suite et entourerait le filament axile sans se diviser: ceci me paraît en contradiction avec la figure 76 de Wilke, qui semble bien montrer la subdivision du corps mitochondrial en deux parties. L'auteur admet l'élimination par le Nebenkern d'un corps qui deviendrait l'acrosome: phénomène peu vraisemblable, et nullement démontré par les figures 74 et 75 auxquelles Wilke renvoie.

Dans ce travail, Wilke admet, comme je l'ai fait plus haut, la nature mitochondriale des pseudochromosomes de Gross. Il combat, en se basant sur leurs réactions colorantes plasmatiques et leurs dimensions considérables par rapport au noyau, la nature chromatique des chondriosomes, soutenue par Goldschmidt.

J'en arrive maintenant à un travail, qui, paru en même temps que celui de Wassilieff, a la prétention, comme ce dernier, de démontrer l'origine nucléaire des chondriosomes. Popoff (1907), élève du laboratoire de Zoologie de l'Université de Münich, a étudié les cellules sexuelles mâles et femelles de *Paludina vivipara* et de *Helix pomatia*, et est arrivé à des conclusions en parfait accord avec la théorie de la «Kernplasmarelation» de R. Hertwig. Il admet, comme Goldschmidt, l'origine nucléaire des chondriosomes, qu'il appelle »chromidies«, mais il s'en sépare sur l'interprétation qu'il en donne: l'expulsion de substance nucléaire, qui se produirait principalement au stade bouquet de la période d'accroissement, a pour résultat, selon Popoff, non pas de séparer la

trophochromatine de l'idiochromatine, mais de rétablir l'équilibre entre le protoplasme et le noyau, «die Kernplasmarelation aufrecht zu erhalten».

Le point qui nous intéresse le plus est celui de savoir si Popoff a démontré l'origine nucléaire des chondriosomes. Dans les cellules sexuelles femelles de *Paludina*, Popoff trouve pour la première fois des «chromidies» à un stade déjà avancé de la période d'accroissement: ce sont de vagues petits bâtonnets flexueux, extrêmement peu abondants, qui sont groupés, au stade d'orientation des travées chromatiques, dans le champ polaire. Leur nombre augmente légèrement dans la suite. Puis, ils se dissolvent dans le protoplasme et interviennent peut-être dans la formation des éléments vitellins. Ni l'ovule arrivé au terme de la période d'accroissement, ni l'œuf fécondé, ni les premiers blastomères ne renferment, d'après Popoff, traces de chromidies.

Ce qui me frappe dans cette description, c'est l'absence de ces éléments dans les ovogonies, les jeunes stades et les stades avancés de la période d'accroissement, dans l'œuf mûr et les blastomères. Les chromidies de Popoff sont donc, contrairement aux chondriosomes, des éléments discontinus; comme je crois cependant devoir admettre leur identité avec les chondriosomes, je me vois forcé de chercher une explication de cette discontinuité, et je la trouve dans la technique défectueuse de l'auteur: le liquide de Petrounkewitsch ne conserve en effet que très mal les éléments mitochondriaux. Ceci explique aussi pourquoi les chromidies de Popoff sont si peu abondantes: une bonne partie d'entr'elles n'a pas été fixée. L'auteur nous dit bien: «Die in den Abbildungen wiedergegebenen Stadien sind nicht immer die typischsten für die Chromidien. In manchen Zellen sind die Chromidien weit zahlreicher und schöner entwickelt» (p. 69). Tant pis: nous ne voyons pas ces cellules, et nous ne connaissons que les figures de Popoff; quand on défend une théorie, on reproduit les points les plus démonstratifs de ses préparations.

Les observations de Popoff sur les chondriosomes des œufs de *Paludina* présentent donc de sérieuses lacunes. Quant aux images qui doivent représenter la formation des «chromidies» aux dépens de la substance nucléaire, elles ne montrent rien de semblable: d'une «Auflösung» de la membrane nucléaire, d'une continuité entre les travées chromatiques et les «chromidies», signalées à plusieurs reprises dans le texte, il n'y a pas traces dans ces figures. On y voit seulement que les chondriosomes sont accumulés en un point de la cellule, qui correspond au pôle d'orientation des travées chromatiques: disposition d'ordre purement topographique. Le reste de l'argumentation de l'élève de R. Hertwig: «. . . daß ein gewisser Zusammenhang zwischen der Entstehungsstelle der Chromidien

und den Umwandlungen, welche das Chromatin im Kern erfährt, existiert, z. B. daß im Pachytänstadium die Chromidien nur an den begrenzten Stellen der Kernmembran angehäuft sind, nach der die Chromatinschleifen konvergieren; daß die Chromidien sich erst später allmählich von dem Kern in das Innere des Plasmas verstreuen; daß jede neue Entstehung wieder dicht am Kern beginnt und dabei eine Verbindungsbrücke zwischen den neu entstehenden und den schon gegen die Peripherie der Zellen gerückten Chromidien erhalten bleibt» (p. 95), repose uniquement sur l'imperfection de ses observations: si Popoff avait eu de bonnes préparations à sa disposition, il aurait vu que les chondriosomes existent déjà dans les ovogonies, se transmettent au cours de la division aux jeunes ovocytes et ne se disposent que secondairement en un point de la cellule en voie d'accroissement: qu'il n'est par conséquent pas question de leur «Entstehung» à ce niveau.

Les mêmes remarques s'appliquent aux conclusions de Popoff sur les cellules séminales de *Paludina*: Popoff rend hommage à l'exactitude des observations de Meves sur les chondriosomes, mais croit devoir les compléter par des données «über ihre erste Entstehung». Il oublie malheureusement que Meves a décrit des mitochondries dans les spermatogonies: il n'y a par conséquent encore une fois pas lieu d'admettre leur formation dans les spermatocytes. Les images qui prétendent montrer l'expulsion de substance chromatique (figures 121 à 123), ne sont du reste pas plus démonstratives que celles critiquées plus haut, et nous verrons dans un instant que Meves a combattu énergiquement la manière de voir de Popoff.

Pour l'étude des cellules séminales d'*Helix pomatia*, Popoff a employé deux méthodes: la safranine et l'hématoxyline de Delafield après fixation par le liquide de Flemming, et la méthode de Sjövall. La première de ces méthodes est insuffisante pour l'étude des chondriosomes; la seconde paraît, d'après les images mêmes de Popoff, donner de bons résultats. Popoff décrit de nouveau «l'apparition de chromidies» dans les spermatocytes (encore une fois, l'auteur n'en parle pas dans les spermatogonies): disons de suite que l'expulsion de substance nucléaire ne se voit pas dans les figures à l'hématoxyline et à la safranine de l'auteur, et que celles, beaucoup plus claires, faites d'après la méthode de Sjövall, donnent de sérieuses présomptions contre sa manière de voir. Les chromidies de Popoff sont de deux sortes: il y a de gros filaments («pseudochromosomes»), qui sont groupés à un pôle du noyau, et de fins filaments qui entourent complètement celui-ci: tous ces éléments sont transmis pendant la mitose aux cellules-filles. Dans la spermatide, les pseudo-

chromosomes se condensent en un corps, que Popoff appelle le Nebenkern, lequel dans la suite se résout de nouveau en filaments et finit par être expulsé de la spermatide. Les filaments fins se fragmentent en granulations, dont une partie entoure le filament axile et lui forme une gaîne définitive[1]); le restant est éliminé avec le Nebenkern.

Comme je l'ai déjà dit, ces observations ne prouvent pas plus que les précédentes l'origine nucléaire des chondriosomes. Il résulte, par contre, clairement de sa description, que Popoff a confondu deux choses bien différentes; ses pseudochromosomes et son Nebenkern correspondent aux filaments archiplasmatiques de Benda, à l'idiozome de von Korff (1899), aux formations ergastoplasmiques d'Ancel (1903); ses «dünne Chromidialstränge» sont des chondriosomes, comme le montre leur sort dans la spermiogenèse. Popoff ignore malheureusement qu'il y a longtemps déjà, Benda (1899) a nettement établi chez *Helix* la distinction entre ces deux catégories d'éléments.

Je ne m'arrêterai pas aux observations de Popoff sur les cellules sexuelles femelles d'*Helix*, de crainte de tomber dans des redites, et je résume mes conclusions sur son mémoire: 1. ses observations sur les chondriosomes sont extrêmement incomplètes, et de plus, ne démontrent nullement leur origine nucléaire; 2. à un point de vue plus général, loin de constituer un progrès, elles font au contraire faire à la cytologie un pas en arrière; méconnaissant en effet les travaux de Benda et de Meves, ses devanciers, qui avaient réussi à préciser la valeur respective d'un certain nombre d'éléments figurés du cytoplasme, Popoff rétablit une confusion regrettable en réunissant sous une même rubrique des choses toutes différentes. J'ai déjà pris position plus d'une fois (1907) et 1910. 2) vis-à-vis de ce système simpliste et infructueux, à propos des théories de Prenant et de Goldschmidt, et je crois inutile d'insister.

Très peu de temps après le travail de Popoff, parut un mémoire de Meves (1907, 1), intéressant, non seulement par les observations qu'il

[1]) Prenant (1910) est dans l'erreur quand il dit (p. 271) que Popoff n'admet pas l'existence d'une gaîne mitochondriale permanente au filament axile du spermatozoïde d'*Helix*.

[2]) Les formations ergastoplasmiques d'Ancel disparaissent pendant la mitose: rien de plus naturel, puisqu'elles sont en réalité les homologues d'un idiozome. Popoff dit que les «chromidies» persistent pendant la division, sans préciser s'il s'agit de ses pseudochromosomes ou des fins filaments. Il est bien certain que ceux-ci, qui sont des chondriosomes, se conservent pendant la mitose.

renferme, mais encore parce que l'auteur s'y prononce nettement contre la théorie de Goldschmidt. Meves a pu observer les chondriosomes d'*Apis mellifica* sur le frais et a employé pour les conserver et les colorer, l'hématoxyline ferrique après le liquide de Flemming, et la méthode de Benda (d'après les premières indications de cet auteur). Meves décrit dans les spermatogonies des mitochondries accumulées à un pôle de la cellule. Dans les spermatocytes, les granulations s'alignent, confluent et forment des chondriocontes flexueux, qui, placés d'abord d'un seul côté du noyau, finissent par l'entourer complètement; ces chondriocontes présentent une particularité intéressante: ils sont souvent anastomosés, leur ensemble constituant une sorte de sphère grillagée enveloppant le noyau.

Pendant les prophases de la première division de maturation (qui, je le rappelle, est abortive et n'aboutit qu'à l'expulsion d'un petit bourgeon cytoplasmique), les chondriocontes se placent de nouveau d'un côté du noyau, au pôle de la cellule où va se former le bourgeon. Quand les chromosomes se sont disposés en une plaque équatoriale, les chondriocontes ont recouvré leur individualité et entourent la figure de division: ils sont maintenant très épais et creux, leur paroi étant fortement colorable. Une petite partie de quelques-uns d'entre eux se prolonge dans le bourgeon cytoplasmique et est éliminée avec celui-ci. Des phénomènes analogues se reproduisent au cours de la seconde division, qui donne, elle, une petite cellule nucléée.

Dans la spermatide, les chondriocontes forment un corps mitochondrial, qui conserve pendant un certain temps encore une structure filamenteuse, puis prend une apparence homogène.

La partie générale du travail de Meves renferme une critique des observations de Goldschmidt et Popoff (1907) (lesquelles constituent une communication préliminaire de celles de Popoff que j'ai résumées plus haut), dont j'extrais le passage suivant: »Zu diesen Ausführungen (de Goldschmidt et Popoff) möchte ich bemerken, zunächst, daß die Mitochondrien überhaupt nicht erst, wie Goldschmidt und Popoff zu glauben scheinen, in den Spermatocyten bzw. Ovocyten auftreten, sondern bereits während der Vermehrungsperiode der Geschlechtszellen in diesen vorhanden sind. Ferner habe ich niemals konstatieren können, daß die Kernmembran an denjenigen Stellen, wo ihr Mitochondrien anliegen, aufgelöst erscheint. Die Anhäufung der Mitochondrien am Polfeld des Kerns hängt meines Erachtens damit zusammen, daß sie sich mit Vorliebe in der Umgebung der Centriolen bzw. der Centrotheka ansammeln, welche hier ihren Platz haben; man vergleiche hierzu die Schilderung,

welche BENDA (99) von der Verteilung der Mitochondrien in den Spermatogonien und Spermatocyten vieler Wirbeltiere und verschiedener Wirbelloser gegeben hat. Auch davon kann keine Rede sein, daß die Mitochondrien sich in derselben Weise wie Chromatin färben; das tun sie allerdings bei Anwendung der Eisenhämatoxylinmethode; aber diese färbt eben alles und täuscht so, wie BENDA sagt, die wunderbarsten Verwandtschaften der verschiedenartigsten Gewebeteile vor« (pages 480—481).

Les critiques que j'ai émises dans ce travail et dans un travail antérieur (1910, 2) se confondent sur beaucoup de points avec celle de MEVES: ni GOLDSCHMIDT, ni aucun de ses élèves n'ont trouvé jusqu'ici quelque chose à y répondre.

Il était intéressant, après les curieuses découvertes de MEVES sur les divisions de maturation chez l'abeille, de rechercher si des phénomènes semblables se passent chez d'autres Hyménoptères: c'est ce qu'ont fait MEVES et DUESBERG (1908) chez la guêpe, et LAMS (1908) chez la fourmi. Ces auteurs ont en même temps publié des observations sur les chondriosomes, que je résume brièvement. Dans les auxocytes de la guêpe (les spermatogonies n'ont pas été étudiées), les chondriosomes, accumulés à un pôle du noyau, ont la forme de grains et de bâtonnets de calibre et de longueur très variable. Ces bâtonnets s'allongent à la fin de la période d'accroissement et deviennent plus réguliers: un fragment de quelques-uns d'entr'eux passe dans le bourgeon cytoplasmique (première division). Les chondriocontes subissent ensuite une rotation de 90 degrés, pour se placer parallèlement à l'axe du fuseau de la seconde division de maturation, qui est égale chez la guêpe; quand les chromosomes-filles se séparent, le faisceau de chondriocontes, faisceau extrêmement serré, vient se placer entre les jeunes noyaux, et s'étrangle progressivement, non pas cependant «. . . auf dem Wege einer einfachen Durchschnürung . . ., sondern in der Weise, daß die Chondriomiten sich in der Mitte verdünnen, um an den Enden immer dicker zu werden» (p. 583). Dans la spermatide, se forme aux dépens des chondriosomes un Nebenkern, dont j'ai décrit plus haut l'évolution ultérieure.

Chez la fourmi, LAMS a fait des observations analogues.

Chez *Plagiostoma* GIRARDI, WEYGANDT (1907) a vu, dans les spermatides, quelques rares granulations, qui se disposent en un anneau autour du «centrosome», et entourent finalement le filament axile. J'ai peine

à croire que les quelques grains dessinés par Weygandt représentent tout l'appareil mitochondrial des cellules séminales de l'espèce en question.

Giglio-Tos et Granata (1908) consacrent une longue étude au chondriome des cellules séminales de *Pamphagus marmoratus* (Burm.). Ces auteurs ont employé avec succès, comme le montrent leurs figures, la méthode de Benda, d'après les indications publiées par Meves et Duesberg (1908). Ils trouvent dans les spermatogonies un chondriosome unique[1]), formé de granulations extrêmement serrées, qui se résout au début de la division en ses éléments constituants. Les granulations s'alignent ensuite en filaments («chondriotaxie» des auteurs italiens), qui se divisent transversalement à la fin de la mitose. Les chondriomites entourent étroitement pendant la téléophase le reste du fuseau, donnant une image qui présente avec ma figure 15 une analogie sur laquelle j'ai déjà insisté plus haut.

Dans les spermatocytes de premier ordre, il se reforme un (ou deux) chondriosome, dont la structure granuleuse ne devient apparente qu'après que la cellule a parcouru une étape assez longue de la période d'accroissement. Les phénomènes qui accompagnent les divisions de maturation sont identiques à ceux qui se passent dans les mitoses des spermatogonies: résolution du chondriosome en granulations, alignement des grains en chondriomites, division transversale de ceux-ci. J'attire l'attention sur le fait intéressant que voici: dans l'intercinèse, les mitochondries se groupent constamment, d'après Giglio-Tos et Granata, en deux chondriosomes accouplés, formant une véritable dyade. Dans la spermatide, les chondriomites forment un corps de structure filamenteuse, dont l'évolution ultérieure n'a pas été étudiée.

Dans la partie théorique de leur travail, les auteurs italiens déclarent n'avoir pas été plus convaincu que moi-même (1907) par le travail de Wassilieff, de l'origine nucléaire des chondriosomes, et rejettent la théorie de Goldschmidt. Ils s'efforcent d'établir plus loin un intéressant parallèle entre les modifications que présentent les mitochondries pendant la division et la formation des chromosomes dans le noyau. Ils insistent notamment sur le fait que la division des chondriomites aux téléophases de la mitose n'est pas un phénomène passif, dépendant uniquement de

---

[1]) La situation de cet élément dans la cellule est telle, que je ne puis me défendre de l'idée qu'il représente, non pas un chondriosome, mais un «Spindelrestkörper». S'il en est bien ainsi, Giglio-Tos et Granata n'auraient pas vu les mitochondries de la spermatogonie au repos, à moins d'admettre qu'elles ne soient toutes groupées autour du résidu fusorial.

la séparation des cellules-filles, de la cytodiérèse, mais un phénomène actif, qu'ils proposent de désigner sous le nom de «chondrodiérèse». La façon dont les chondriomites de *Pamphagus* se comportent à la fin de la première division de maturation (fig. 16), fournit certainement un sérieux appui à leur manière de voir. Je la considère pour ma part, comme extrêmement séduisante: j'ai publié récemment (1910, 2), indépendamment de MEVES, qui en a fait d'analogues (1910. 1), des observations sur les chondriosomes des cellules embryonnaires du poulet en voie de division, qui convaincront, je l'espère, GIGLIO-TOS et GRANATA, qu'ils me rangent à tort parmi les auteurs qui ne voient dans la répartition des chondriosomes entre les cellules-filles qu'un phénomène purement passif.

GIGLIO-TOS et GRANATA envisagent aussi la possibilité d'une réduction mitochondriale dans les cellules sexuelles mâles. En se basant sur l'apparition bien nette dans les spermatocytes de second ordre de deux chondriosomes en forme de dyade, ils en sont venus à admettre que le chondriosome du spermatocyte de premier ordre représente une tétrade, qui se divise au cours de la première division de maturation en deux dyades, chaque spermatocyte de second ordre recevant une de ces dyades. La dyade se divise à son tour dans la seconde division, et chaque spermatide reçoit un des chondriosomes constituant la dyade: ce dernier point n'est pas tout-à-fait hypothétique, car dans la figure 15 des auteurs italiens, on voit que les granulations provenant de chaque chondriosome ont une tendance à rester groupées en deux amas bien distincts. La spermatide serait ainsi, non seulement au point de vue du nombre des chromosomes, mais encore des chondriosomes, une cellule réduite.

Sans méconnaître l'intérêt de la théorie de GIGLIO-TOS et GRANATA, je crois cependant qu'on ne peut jusqu'à présent lui attribuer qu'une valeur purement hypothétique, et je préfère pour ma part, m'en tenir provisoirement à la manière de voir que j'ai émise implicitement en 1907, et d'une façon tout-à-fait explicite en 1908, 3: j'admets, avec la plupart des auteurs, une répartition égale de substance mitochondriale entre les cellules-filles; comme les deux divisions de maturation se succèdent sans intervalle de repos, elles produisent une réduction de la quantité de substance mitochondriale dans la spermatide.

Le travail de DAVIS (1908) ne renferme que peu d'indications sur les chondriosomes. Ils sont vaguement indiqués dans les figures 1, 2, 3 et 4 de l'auteur (cellules apicales de *Dissosteira carolina*, *Stenobothrus curti-*

pennis, Melanopus femoratus et *Steyroxys trilineata*), 37 (spermatocyte de premier ordre de *Arphia tenebrosa*) et 42 (spermatocyte de premier ordre de *Chortophaga viridifasciata*). Peut-être aussi les filaments que l'on voit dans la première division de maturation de *Dissosteira carolina* (fig. 66) sont-ils des chondriomites. Dans la spermatide de la même espèce, Davis figure un corps homogène, qui se divise en deux parties et forme une gaîne au filament axile: l'auteur a bien reconnu la nature mitochondriale de ce corps, tout en admettant, à tort, que les fibres du fuseau interviennent dans sa formation. Par contre, ce que Davis appelle Nebenkern dans la spermatide de *Steyroxys trilineata*, n'est pas un corps mitochondrial, mais un idiozome; Davis n'a pas vu le Nebenkern vrai chez cette espèce.

Spitschakoff (1909) ne trouve les mitochondries dans les spermatides de *Leander adspersus* qu'à un stade avancé de la spermiogenèse. Elles s'accumulent à la partie postérieure du noyau de la spermatide et autour du centriole proximal; elles conservent cette situation dans le spermatozoïde adulte, où elles forment une couche granuleuse, qui enveloppe toute la partie postérieure de la tête.

Chez *Aphis saliceti*, von Baehr (1909) trouve, aussi bien dans les spermatocytes de premier ordre que dans les spermatogonies, des chondriosomes de forme granuleuse accumulés en un point du protoplasme. Il constate leur incolorabilité par la safranine, fait en désaccord avec l'hypothèse de leur origine nucléaire, et fait remarquer avec raison que la localisation des chondriosomes au voisinage du noyau ne suffit pas «. . . um ihre chromatische Natur zu beweisen, um so weniger, da die Untersuchungen andrer Forscher ergeben haben, daß bei gewissen Objekten die Mitochondrien nicht in der nächsten Umgebung des Kerns dicht an seiner Membran entstehen, sondern von Anfang an zerstreut im Plasma zu finden sind (Meves 1900, 1907, Duesberg 1907 u. a.)» (p. 290).

Tandis que dans les spermatogonies, la répartition des mitochondries se fait d'une façon égale entre les cellules-filles, elle présente dans les spermatocytes de premier ordre la particularité suivante. Chaque spermatocyte de premier ordre donne deux cellules, une petite, qui va dégénérer, et une grande, qui poursuit son évolution: cette dernière emporte toutes les mitochondries. On pourrait peut-être mettre ce phénomène, qui empêche en réalité la production d'une réduction mitochondriale au sens que j'ai indiqué plus haut, en rapport avec l'origine parthénogénétique

des mâles des Aphides. La seconde division s'accomplit au point de vue des chondriosomes, normalement. Dans la spermatide, von Baehr trouve un Nebenkern, qui se fragmente ultérieurement en granulations. L'étude de la spermiogenèse n'a pas été poussée jusqu'au bout.

En Buchner (1909), nous rencontrons un troisième partisan de l'origine nucléaire des chondriosomes. Ses observations ont porté principalement sur les cellules séminales d'*Oedipoda*, et accessoirement sur celles de *Pezotettix pedestris*, *Decticus verrucosus*, *Locusta viridissima*, *Acridium aegyptium*, *Gryllus campestris* et *Gryllotalpa vulgaris*; il a également étudié les ovules de *Gryllus campestris*. Les fixateurs employés par Buchner sont surtout le liquide de Carnoy et le liquide de Zenker chauffé à 60° (!); le sublimé et le liquide de Flemming lui ont donné des résultats médiocres. Comme colorants, Buchner s'est servi de l'hématoxyline ferrique, de l'hématoxyline de Delafield et du carmin boracique, suivi de bleu de Lyon ou de vert de méthyle. Parmi ces méthodes, la seule qui ait pu lui donner de bons résultats pour l'étude des mitochondries est l'hématoxyline ferrique après le liquide de Flemming (et exceptionnellement après le sublimé) et c'est celle dont il se déclare le moins satisfait. Il est donc probable qu'il l'a très peu employée[1]) et nous avons dès maintenant des raisons de croire à l'insuffisance de la technique de Buchner et de suspecter la valeur de ses résultats.

Chez *Oedipoda*, Buchner admet l'existence de quelques mitochondries dans les spermatogonies et les jeunes spermatocytes: on n'en voit d'ailleurs rien dans ses figures[2]). Leur nombre augmente fortement pendant l'orientation des filaments leptotènes: ceux-ci seraient légèrement renflés à leurs extrémités et l'auteur y voit «. . . den Ausdruck eines allmählichen Ausschwitzens des Chromatins» (p. 346). Comme chez *Blatta germanica*, l'orientation s'exerce ensuite sur le chromosome accessoire : les images sont alors analogues à celles de Wassilieff, et Buchner les interprète aussi comme l'expression d'un «Abströmungsprozeß».

Pendant la division, les grains s'alignent en filaments, qui se divisent transversalement. Buchner les place à tort «in die Verbindungsfasern», alors qu'ils sont en réalité disposés autour du fuseau. Dans la spermatide,

---

[1]) L'auteur ne dit malheureusement pas d'après quelles préparations ses figures ont été exécutées.

[2]) Les quelques grains représentés dans la figure 6 de Buchner n'ont absolument rien de caractéristique.

les mitochondries seraient répandues égalcment dans le cytoplasme; le «Spindelrestkörper» par contre, formerait un corps homogène, qui s'allonge autour du filament axile. Dans la suite, ce corps et les mitochondries seraient éliminés.

Je ne m'arrête pas aux observations de Buchner sur *Locusta*, où des images analogues lui suggèrent encore une fois l'idée d'une émission de particules chromatiques: les figures 89 à 91, qui représentent des spermatocytes de cette espèce, sont d'ailleurs en désaccord complet, au point de vue de la forme des chondriosomes, avec celles de Otte (voir plus haut).

Chez *Gryllus*, Buchner signale et figure des mitochondries dans les ovogonies. Les jeunes ovocytes, par contre, n'en renferment pas. Elles réapparaissent seulement au stade «bouquet» de la période d'accroissement: on retrouve encore une fois les mêmes figures d'orientation des travées chromatiques et du chromosome accessoire et la même argumentation en faveur de l'origine nucléaire des mitochondries. Faisons remarquer en passant que le chromosome accessoire qui formerait les mitochondries, devient de plus en plus gros à mesure qu'il déverse de sa substance dans le cytoplasme! Après le stade «bouquet», les mitochondries se répandent uniformément dans la cellule. Une seconde émission de chromidies se produit ensuite, celle-ci sous forme de petites aiguilles cristallines (invisibles dans les figures).

La valeur du travail de Buchner au point de vue de sa contribution à l'étude des chondriosomes est absolument nulle. L'auteur a obtenu une conservation tellement insuffisante de ces éléments, que ses figures n'en montrent que de vagues traces, de véritables débris: je n'insiste pas davantage sur ce point, car je vais avoir l'occasion de montrer dans un instant d'une manière tout-à-fait précise ce que valent les observations de Buchner sur les chondriosomes. Je me borne à prier le lecteur impartial de bien vouloir comparer les images de Buchner, et notamment celles qui ont la prétention de montrer les chondriosomes dans les spermatocytes (figures 11 à 14, 37 et suivantes) et leur sort dans les divisions de maturation (figures 55 et 57 à 60), avec de bonnes figures de chondriosomes, telles qu'on en obtient par l'hématoxyline ferrique et le liquide de Flemming ou la méthode de Benda: celles par exemple de Meves (1900, 1903, 1907, 1, 1908), de Benda (1903), de Giglio-Tos et Granata (1908), les miennes qui accompagnent ce travail et même celles de Wassilieff, pour les périodes d'accroissement et de maturation de *Blatta*: il sera édifié sur la valeur des préparations de l'élève de R. Hertwig et Goldschmidt.

Quant à l'argumentation en faveur de l'origine nucléaire des chondriosomes, elle est exactement la même que celle de Wassilieff et de Popoff et est passible des mêmes critiques. J'aurai l'occasion de signaler tout-à-l'heure une observation de Gérard (1909), qui démontre que l'allongement du chromosome accessoire est bien, comme je l'ai dit à propos de *Blatta*, le résultat de l'orientation des éléments nucléaires et nullement l'expression d'un «Abströmungsprozess». Je rappelle encore, ce qui résulte du reste de certaines observations même de Buchner, que les chondriosomes des spermatocytes sont en continuité avec ceux des spermatogonies et qu'il n'y a par conséquent aucune raison de rechercher leur formation dans les premiers.

En ce qui concerne de plus l'expulsion des chondriosomes hors de la spermatide, Buchner se borne à une simple affirmation, qu'il eût émise avec moins d'assurance, s'il connaissait mieux la bibliographie du sujet qu'il traite, et que ses propres figures contredisent. Ce que Buchner prend pour le reste du fuseau est évidemment le corps mitochondrial et les figures 76 et 77 montrent que ce corps forme une gaîne au filament axile. Cette gaîne n'est plus visible dans les figures suivantes: comme les derniers stades de sa formation sont d'une observation assez délicate, ils ont échappé à Buchner, de même que les modifications du corps mitochondrial de *Blatta* avaient échappé à Wassilieff.

Enfin, je suis heureux que Buchner, en publiant des observations sur *Gryllotalpa vulgaris*, m'ait donné l'occasion de vérifier par moi-même la valeur de ses assertions. Laissons-lui tout d'abord la parole: «In einem von Chromatin im übrigen völlig freien Kernraum liegen bei *Gryllotalpa* ein oder zwei Nucleolen, die zur Hälfte chromatisch, zur Hälfte plasmatisch sind. Das übrige Chromatin[1]) erfüllt in dichten Massen den Plasmaleib der Zelle (s. Textfig. 4). Der Nachweis, daß diese aus dem Kern stammen, läßt sich hier so wenig wie sonst in ähnlichen Fällen führen[1]), nur die vereinzelten, der Membran dicht ansitzenden Körnchen sprechen für eine Durchwanderung. Wichtig ist, daß die großen Mengen im Plasma bei der nächsten Mitose (es handelt sich um Spermatogonien) völlig verschwunden sind[1]) und die Chromosomen der Äquatorialplatte sich allein aus dem Chromatin des Nucleolus gebildet haben» (pages 400—401).

Les spermatogonies de *Gryllotalpa* sont effectivement, comme le figure Buchner après vom Rath, des cellules piriformes disposées en rosette. La grosse extrémité de la cellule est occupée par le noyau, dans

[1]) N'est pas souligné dans l'original.

lequel la majeure partie de la chromatine est ramassée en un seul gros bloc; dans la petite extrémité, on trouve un grand nombre de granulations, de nature mitochondriale, disposées autour d'un espace clair, nettement reconnaissable dans ma figure G, et aussi dans celles de BUCHNER[1]). Mes observations sur les spermatcgonies au repos concordent donc avec celles de l'élève de GOLDSCHMIDT; je suis également d'accord avec lui sur le point suivant: il est impossible de démontrer l'origine nucléaire des granulations contenues dans le protoplasme («der Nachweis . . . etc.» voir

Figures G—J.



G: spermatogonie au repos; H, I, J: spermatogonies en division (prophase, métaphase, anaphase), de *Gryllotalpa vulgaris*. Méthode de BENDA. ZEISS, obj. apochr. 2 mm., oc. comp. 18.

plus haut). Mais alors BUCHNER pourrait-il me dire sur quoi il se base pour les qualifier de chromatine?

Que deviennent ces granulations pendant la mitose? D'après BUCHNER, elles disparaissent: «wichtig ist, daß die großen Mengen im Plasma bei der nächsten Mitose verschwunden sind.» Nous voyons au contraire qu'ici, comme partout, les mitochondries persistent pendant la mitose: non seulement elles persistent, mais elles s'alignent et forment des fila-

[1]) Dans cet espace clair se trouvent, ainsi qu'il m'a été confirmé verbalement par mon ami M. W. LEPESCHKIN, de Moscou, un idiozome et des centrioles.

ments extrêmement visibles, qui entourent la figure achromatique (figures I et J), et subissent aux téléophases une division transversale. Nous prenons par conséquent Buchner, comme nous avons pris tout-à-l'heure Wassilieff, en flagrant délit d'erreur. Que cette erreur résulte d'un défaut d'observation ou, comme je préfère le croire, d'une technique insuffisante, peu importe: ce petit fait nous éclaire d'une façon définitive sur la valeur des observations de Buchner et des conclusions qu'il en tire.

M. Morse (1909) combat l'opinion de Wassilieff sur l'origine nucléaire des chondriosomes des spermatocytes de *Blatta* (v. plus haut, pages 5 et 10). Il figure, mais ne décrit pas, dans la spermatide de *Periplaneta*, (figures 49 à 53) un corps fusiforme (mitochondrial), de structure filamenteuse, qui engaîne le filament axile.

Oettinger (1909) décrit dans les spermatocytes de premier et de second ordre de *Pachyiulus varius*, un ou deux corps en forme de disque à bord fortement coloré, qu'il considère comme des chondriosomes. Dans la spermatide, il trouve deux catégories d'éléments mitochondriaux: 1. un corps homogène (Nebenkern); 2. des filaments (chondriomites). Le corps homogène entre en relations intimes avec les centrioles, et forme le »Centrosomamitochondrienkörper» de Oettinger, qui passe à la partie postérieure du noyau, y produit une dépression et s'y loge. Une partie de ce corps fait cependant saillie à la surface du noyau, puis s'y étale progressivement et finit par l'entourer dans une bonne partie de son étendue; il lui constitue ainsi un revêtement, qui est extrêmement solide et résiste à l'action de la soude caustique (substance analogue à la chitine): c'est le «Mitochondrienpanzer» de l'auteur. Ce corps émet dans la suite des prolongements, qui s'étalent en s'irradiant à la surface de la spermatide.

Les chondriomites sont très peu visibles dans les cellules fixées représentées par Oettinger, très nets au contraire dans les cellules dessinées d'après des éléments vivants (pl. XXXIV). Ils s'accumulent à la partie antérieure de la spermatide et y forment une charpente filamenteuse, qui se condense et finit par s'unir au «Mitochondrienpanzer». Le noyau de la spermatide est par conséquent enfermé dans un «geschlossenes Kästchen». L'ensemble des formations mitochondriales, c'est-à-dire cette boîte, plus les prolongements du Mitochondrienpanzer mentionnés plus haut, constitue un squelette au spermatozoïde de *Pachyiulus*.

Il est regrettable que la nature mitochondriale des deux catégories

d'éléments qui forment ce squelette ne soit pas mieux établie: l'étude des chondriosomes des spermatocytes et des jeunes spermatides laisse, en effet, beaucoup à désirer. Si je suis tout disposé à attribuer la valeur d'éléments mitochondriaux aux chondriomites d'Oettinger, qui forment la partie antérieure du squelette du spermatozoïde, en me basant surtout sur les observations de l'auteur sur le vivant, je crois devoir réserver mon opinion pour la partie postérieure de ce squelette, c'est-à-dire pour le Mitochondrienpanzer: il ne me paraît, en effet, pas improbable que ce corps ne soit simplement l'homologue de la capsule de chitine, qui constitue l'extrémité postérieure des spermatozoïdes des Décapodes, et qui est, d'après Koltzoff, bien distincte de l'appareil mitochondrial.

Gérard (1909), qui a employé avec succès la méthode de Benda, a pu suivre l'évolution du chondriome, chez *Stenobothrus biguttulus*, à travers toute la lignée des cellules séminales. Les spermatogonies primaires et secondaires renferment des granulations mitochondriales, plus abondantes dans la première génération cellulaire que dans la seconde. Elles s'alignent pendant la mitose et forment des chondriomites qui se divisent ensuite transversalement. Dans les jeunes spermatocytes de premier ordre, on retrouve les mitochondries, d'abord disséminées dans le protoplasme, puis accumulées à un pôle du noyau (fig. 68). Aux prophases, elles présentent une tendance à former des filaments et se répandent de nouveau dans tout le corps cellulaire. A la métacinèse, les chondriomites entourent la figure achromatique et forment un faisceau qui se divise à la téléophase en deux parties égales.

Les mêmes phénomènes se reproduisent au cours de la seconde division. Dans la spermatide, on assiste à la formation d'un Nebenkern, d'abord homogène, puis granuleux. Ce Nebenkern se creuse en gouttière pour recevoir le filament axile, puis s'enroule en hélice autour de ce dernier. La gaîne ainsi formée devient de plus en plus mince avec l'allongement de la spermatide, et constitue un organe définitif du spermatozoïde.

Gérard n'a rien constaté dans ses préparations qui pût lui faire admettre l'origine nucléaire des chondriosomes et ne reconnaît aux figures de Wassilieff et de Popoff aucune valeur démonstrative. Il admet cependant qu'il existe «un parallélisme entre la quantité de chromatine et la quantité de substance mitochondriale», et croit qu'il y a un rapport directement proportionnel entre ces deux substances. Il y a évidemment quelque chose de vrai dans cette manière de voir: il est certain qu'il y a augmentation de la quantité de substance mitochondriale et de la

quantité de chromatine pendant la période d'accroissement, réduction dans la spermatide par les deux divisions de maturation. Mais qu'il existe un rapport constant entre ces deux substances, une loi de »Kern-mitochondrienrelation«, comme le pense GÉRARD, c'est ce qui me paraît fort peu établi, et l'exemple sur lequel s'appuie l'auteur est très mal choisi. GÉRARD admet que dans les spermatozoïdes eupyrènes de *Paludina*, la quantité de substance mitochondriale est plus considérable que dans les spermatozoïdes oligopyrènes, et en conclut en faveur de sa loi de Kernmitochondrienrelation: je me demande réellement sur quoi se base cette affirmation. Chez *Pygaera*, à la vérité, les spermatides eupyrènes renferment un plus gros Nebenkern que les spermatides apyrènes: mais la distinction entre les deux catégories de spermatozoïdes s'établit dès le début de la période d'accroissement, par la taille différente des spermatocytes, les spermatozoïdes eupyrènes provenant de beaucoup plus gros spermatocytes de premier ordre que les spermatozoïdes apyrènes; l'abondance des chondriosomes est en rapport avec le volume du spermatocyte. Si l'on tient à s'exprimer d'une façon plus générale, on pourra dire tout au plus que dans une cellule à cytoplasme abondant, on trouve aussi des chondriosomes plus nombreux que dans une petite cellule, à corps protoplasmique très réduit: encore n'y a-t-il là rien d'absolu.

Je retiens encore du travail de GÉRARD l'observation suivante. «De la description qui précède, écrit-il page 601, il ressort une chose importante: à aucun moment, nous n'avons vu, partant de l'hétérochromosome, un filament spécial aboutissant à l'endroit où l'amas mitochondrial est le plus compact» . . . Or, il faut savoir qu'il n'existe pas chez *Stenobothrus*, d'après GÉRARD, d'orientation des travées chromatiques vers un pôle du noyau. Cette observation confirme ma manière de voir, exposée plus haut, sur la valeur de l'allongement du nucléole (chromosome accessoire) de *Blatta*, d'*Oedipoda*, etc.: cet allongement apparaît dans les cas où il y a orientation, il manque là où l'orientation n'existe pas; sa production dépend uniquement des mêmes causes qui déterminent l'orientation et n'a pas la valeur que lui attribuent WASSILIEFF et BUCHNER.

Des observations de NORDENSKIÖLD (1909), il résulte que, chez *Ixodes reduvius*, les chondriosomes des spermatocytes sont des blocs irréguliers, qui se fragmentent en granulations dans les spermatides. Ces granulations forment une gaîne au Mittelstück du spermatozoïde.

Chez *Dicrocoelium lanceatum*, les chondriosomes ont, dans les spermatogonies en division, d'après DINGLER (1910), une forme filamenteuse.

Dans les spermatocytes de premier ordre, les chondriocontes sont accumulés à un pôle du noyau. Ils se répandent plus tard dans toute la cellule et présentent dans les prophases de la première division de maturation une tendance à se fragmenter. La façon dont ils se comportent pendant la mitose n'a pu être élucidée. Dans la spermatide, les chondriocontes ne se condensent pas en un corps homogène, mais conservent leur forme. Ils entourent étroitement le noyau, pendant que celui-ci s'allonge pour former la tête du spermatozoïde: Dingler leur attribue, avec Koltzoff, «eine formbildende Tätigkeit». Après l'allongement du noyau, ils repassent dans le cytoplasme et seraient, en partie au moins, éliminés; l'auteur ne conteste pas qu'un reste des chondriosomes puisse former une gaîne définitive au spermatozoïde.

Ces observations sont malheureusement incomplètes et ne sont, bien que Dingler donne de jolies figures, nullement démonstratives: elles ont été faites sur un seul et unique frottis. Dingler combat énergiquement la théorie de Goldschmidt.

Je mentionne enfin, pour terminer, une observation de Montgomery (1910), qui représente dans la spermatide d'*Euschistus*, un corps mitochondrial (figures 6 et 13) d'abord homogène, puis à périphérie vacuolisée, et je passe aux conclusions.

En s'en tenant au point de vue morphologique pur, l'évolution des chondriosomes des Invertébrés peut se résumer de la façon suivante. Les spermatogonies, tant au repos qu'en division, renferment généralement des mitochondries, exceptionnellement des chondriomites ou des chondriocontes. Dans les spermatocytes au contraire, la forme filamenteuse est la règle. La plupart des auteurs admettent explicitement une répartition égale de la substance mitochondriale entre les cellules-filles pendant la mitose. Dans la spermatide, les chondriosomes se condensent habituellement en un corps homogène, le Nebenkern. Ce corps passe par une série de transformations (apparition de couches concentriques de colorabilité différente, d'une couche périphérique claire, etc.), dont la valeur nous échappe, mais qui se produisent d'une façon presque constante. Il forme en dernière analyse une gaîne définitive au filament axile du spermatozoïde[1]).

[1]) Dans son mémoire de 1910, Prenant admet que la forme filamenteuse des chondriosomes est la première en date, et que les granulations mitochondriales résultent d'une fragmentation des chondriocontes. Cette proposition n'a pas de valeur générale et est tout-à-fait inexacte pour la plupart des cellules séminales.

Dans le même travail, Prenant ne paraît pas convaincu de la permanence des

Cette dernière proposition est en contradiction avec les observations de Wassilieff et de Buchner, qui admettent l'élimination de la substance mitochondriale au cours de la spermiogenèse: sa valeur générale n'en est cependant pas diminuée. J'ai montré en effet que les observations de Wassilieff sont complètement inexactes, et que celles de Buchner tendent à démontrer le contraire de ce qu'il avance.

Au point de vue de la nature des chondriosomes, les auteurs se répartissent en trois groupes: ceux qui, pour la plupart antérieurs à la théorie de Goldschmidt, n'ont pas pris ou n'ont pas eu l'occasion de prendre position vis-à-vis de cette théorie; ceux qui considèrent les chondriosomes comme des éléments protoplasmiques: Benda, Meves, Giglio-Tos et Granata, Wilke, Gérard, Dingler et moi-même; enfin les trois élèves de R. Hertwig et Goldschmidt, Wassilieff, Popoff et Buchner, qui leur attribuent une origine nucléaire. J'ai suffisamment établi, je pense, que les travaux de ces auteurs constituent de très médiocres études sur les chondriosomes, pleines de lacunes et entachées d'erreurs, et dont la moins mauvaise est encore celle de Wassilieff, et qu'aucun d'entr'eux n'a démontré l'exactitude de la théorie qu'il soutient. Aussi n'insisterai-je pas davantage pour le moment, me réservant de revenir plus loin sur les arguments positifs qui établissent la nature cytoplasmique des chondriosomes.

Avant d'abandonner les Invertébrés, je crois utile d'analyser brièvement trois travaux d'ovogenèse dont les résultats pourraient être invoqués, et l'ont été en effet, en faveur de la théorie nucléaire: les travaux de Moroff (1909) de Jörgensen (1910) et de Schaxel (1910).

---

mitochondries pendant la mitose, caractère qui distingue nettement celles-ci de son ergastoplasme. «Si de plus, dit-il, on jette un coup d'œil sur les figures que plusieurs auteurs (Duesberg, Popoff, Giglio-Tos) ont données de l'appareil mitochondrial après coloration par la méthode de Benda, on sera frappé de ce fait que les mitochondries et les chondriocontes ne sont jamais nus, mais englobés dans une substance colorée par l'alizarine, plus fortement et un peu autrement que le cytoplasme. Elle peut être artificiellement due à une défectuosité de la technique, à une diffusion de la couleur fixée sur les mitochondries. Si elle est naturelle, la substance en question peut indiquer un début de dissolution des mitochondries ou en être un résidu» (p. 275—276). Si mes figures de 1907 laissent en effet quelque peu à désirer sous le rapport de l'élection, cela tient tout d'abord à ma technique, encore peu précise à cette époque, et aussi un peu au graveur, qui a trop accentué le fond violacé du cytoplasme. Les images de Giglio-Tos et Granata me paraissent par contre d'une netteté parfaite (Popoff, lui, n'a pas employé la méthode de Benda), et capables, comme celles qui accompagnent le présent travail, de convaincre Prenant de la permanence des chondriosomes pendant la division.

Moroff décrit, dans les cellules sexuelles femelles d'une série de Copépodes, l'expulsion de «chromidies». Ces chromidies n'apparaissent qu'à un stade déterminé de la période d'accroissement et ont une forme très variable. Chez *Centropages typicus*, ce sont de fines granulations. Chez *Paracalanus parvus*, ce sont de gros éléments ressemblant à des chromosomes, qui forment finalement une sorte de boa enroulé autour du noyau; ce boa se fragmente ensuite et ses débris subissent une régression. Les dimensions des chromidies sont particulièrement gigantesques chez *Centropages kroyeri*. leur forme tout-à-fait extraordinaire chez *Euterpe acutifrons* (?), où elles ressemblent aux tétrades contenues dans le noyau. Tous ces éléments se colorent comme la chromatine et interviennent vraisemblablement, d'après Moroff, dans la formation des granulations vitellines.

Jörgensen trouve au stade bouquet, dans le protoplasme des ovules des Sycones, des corps vésiculeux qui lui paraissent être sortis du noyau. On ne voit cependant dans les figures qui accompagnent le travail, rien qui établisse cette manière de voir, et l'auteur est d'ailleurs lui-même très réservé. Ces corps disparaissent dans la suite. Il se produit plus tard, incontestablement cette fois, d'après Jörgensen, une émission de chromidies: c'est-à-dire qu'il apparaît au contact du noyau, des filaments se colorant d'une manière intense par la safranine, le carmin boracique et l'hématoxyline ferrique. Ces filaments se résolvent en granulations de plus en plus petites, qui perdent finalement leur colorabilité.

Schaxel décrit l'expulsion de chromatine dans le protoplasme des ovocytes de premier ordre de plusieurs espèces d'Ascidiens. Les chromidies restent d'abord accolées au noyau, puis se répandent dans le cytoplasme, pour former chez *Ascidia* des pseudochromosomes, chez *Ascidiella* et *Corella* un «Dotterkern». Leur disparition ultérieure coïncide avec l'apparition des éléments vitellins dans la genèse desquels ils jouent probablement un rôle.

Il y a lieu tout d'abord de se demander: 1. si la description de ces auteurs est exacte; 2. si les images qu'ils ont eues sous les yeux, en supposant qu'elles correspondent à leur description, ne sont pas des «Kunstprodukte», hypothèse qui me paraît particulièrement plausible pour celles de Moroff et justifiée par la technique employée par l'auteur (sublimé acétique chauffé à 70°, liquide de Flemming à 50°)[1]. Mais

[1]) Je ferai remarquer en outre qu'aucune des images des auteurs prémentionnés n'est en réalité démonstrative de l'origine nucléaire des éléments en question.

De plus, en ce qui concerne spécialement les observations de Schaxel, M. le Professeur Julin, dont la compétence en Ascidiologie n'est contestée par personne,

si leurs observations sont exactes, il est absolument certain que leurs «chromidies» ne sont pas des chondriosomes. Elles présentent, en effet, les deux caractères suivants qui les distinguent radicalement de ces derniers: 1. ce sont des éléments discontinus, qui n'apparaissent qu'à un stade avancé de la période d'accroissement, pour disparaître ensuite complètement; 2. elles se colorent comme la chromatine, et notamment par la safranine, l'hémalaun et le carmin boracique. Les chondriosomes, au contraire, sont des éléments continus à travers toutes les générations cellulaires, et ne se colorent pas par les réactifs que je viens de mentionner[1]).

2. Vertébrés.

Benda (1903), A. et K. E. Schreiner (1905 et 1908), Broman (1907), Duesberg (1907 et 1908, 2 et 3), Regaud (1908 et 1910), Retzius (1909), Moreaux (1909), et Leplat (1910), sont les seuls auteurs qui, depuis 1900, ont publié des observations sur les chondriosomes des cellules séminales des Vertébrés.

Benda (1903) rappelle dans son «Referat», les observations qui lui ont permis de démontrer l'existence de chondriosomes dans les cellules séminales de la plupart des classes de Vertébrés. Quelques-unes de ses observations, parmi celles qui nous intéresse plus particulièrement, ont déjà été critiquées: ainsi celles sur les chondriosomes du triton et sur l'existence d'un filament spiral chez le cobaye. Je signale aussi le point suivant. Benda admettait encore à cette époque l'intervention de la manchette dans la constitution de la pièce intermédiaire du spermatozoïde; il se basait, non seulement sur ce qu'il n'avait pas vu dégénérer la manchette, mais encore sur les faits suivants. Il pensait que les mitochondries recouvrent, pendant la seconde période de la spermiogenèse, la surface de la manchette; puis, «. . . dass man bei schärfster Färbung der Körner und des Achsenfadens erstere stets durch einen schmalen cylindrischen, körnerfreien Raum von den Achsenfaden ge-

---

m'autorise à dire que, si l'existence de corps chromophiles dans le protoplasme de l'ovocyte des Ascidiens n'est pas discutable, il n'a cependant jamais, dans aucune de ses nombreuses préparations, rencontré d'images qui pussent faire croire à une expulsion de chromatine.

[1]) La non-identité des chondriosomes et des chromidies de Schaxel me paraît aussi démontrée par les observations de Mlle Loyez (Les premiers stades de la vitellogenèse chez quelques Tuniciers. C. R. Assoc. Anat. 1909), qui a décrit chez plusieurs espèces de tuniciers, et notamment chez *Ciona intestinalis* et chez *Cynthia*, étudiées aussi par Schaxel, des éléments qui sont selon toute probabilité de véritables chondriosomes et qui ne rappellent en rien les chromidies de l'auteur allemand.

trennt sieht, und Körner und Spirale während ihrer Metamorphose stets viel weiter von dem Achsenfaden vorspringen, als es ihrer Feinheit entspricht. Es scheint mir am einfachsten, diesen Raum der dem Achsenfaden aufgelagerten Schwanzmanschette zuzuweisen . . .» (p. 756—757). Benda a depuis reconnu son erreur et admet maintenant la dégénérescence de la manchette. Je ferai d'ailleurs remarquer: 1. que les mitochondries, au lieu de s'appliquer à la surface de cet élément pendant la seconde période de la spermiogenèse, semblent au contraire le fuir et se disposent à la périphérie de la spermatide; 2. que dès le début de la disposition des mitochondries autour du filament axile, elles entourent étroitement ce filament.

Nous devons à A. et K. E. Schreiner (1905 et 1908) quelques renseignements, peu complets d'ailleurs, sur la forme et le sort des chondriosomes dans les cellules séminales des Myxinoïdes. Il existe, dans les spermatocytes, un corps mitochondrial formé de fines granulations, qui présente pendant la division cette particularité de se répartir d'une façon très inégale entre les cellules-filles. Aussi les spermatides renferment-elles un chondriosome de volume très variable; ce corps est placé au voisinage des centrioles, et forme selon toute probabilité, par une partie de ses éléments tout au moins, une gaîne au filament axile du spermatozoïde.

Broman (1907) a étudié le rôle des mitochondries dans la spermiogenèse de *Rana fusca* (et antérieurement — 1901 — dans un travail écrit en suédois, chez d'autres espèces d'Amphibiens). Les mitochondries s'accumulent à la partie postérieure de la spermatide, et se disposent très tôt, avant la formation d'un anneau aux dépens du centriole distal, autour du filament axile, qu'elles enveloppent étroitement: elles empêcheraient ainsi, d'après Broman, la migration de l'anneau, qui disparaîtrait sur place. Chez *Rana fusca*, la gaîne mitochondriale du spermatozoïde adulte conserve sa structure granuleuse. Chez *Rana esculenta*, chez *Rana arvalis* et chez *Rana mugiens* par contre, les mitochondries se fusionnent et forment un court filament spiral.

Je possède pour ma part, quelques préparations de spermatozoïdes adultes de *Rana fusca*, faites d'après la méthode de Benda, dans lesquelles la gaîne mitochondriale apparaît complètement homogène. Il se déposerait par conséquent ici dans l'étendue de la pièce intermédiaire,

comme chez la plupart des Mammifères, une substance unissante qui enroberait dans les dernières phases de la spermiogenèse les éléments mitochondriaux.

J'ai publié en 1907, des observations peu complètes sur les chondriosomes des cellules séminales du rat. Je n'ai pas signalé, dans ce travail, les mitochondries des spermatogonies. Dans les spermatocytes, j'ai décrit leur accumulation aux deux pôles du noyau à la fin de la période d'accroissement, puis, pendant la division, leur disposition régulière dans tout le cytoplasme, ce qui m'amena à conclure à une répartition égale ou sensiblement égale de la substance mitochondriale entre les cellules-filles.

Mes observations sur le sort des chondriosomes pendant la spermiogenèse sont, faute de connaissances suffisantes, à cette époque, des modifications de la spermatide pendant cette période, particulièrement sommaires. Je me suis borné à décrire les phénomènes essentiels: tout d'abord, la fragmentation des mitochondries volumineuses que l'on observe au début de la spermiogenèse, en granulations plus fines et plus nombreuses; puis la formation à leurs dépens du filament spiral, confirmant ainsi les descriptions de von Brunn et de Benda pour la souris. J'ai constaté que le processus de la formation du filament spiral débute au voisinage de la tête et s'étend progressivement d'avant en arrière. J'ai attribué, à tort, la disparition de la spirale à la confluence des tours de spire.

Ces données ont été reproduites, mais quelques peu complétées, dans mes deux travaux de 1908 (2 et 3). J'ai insisté, dans ma dissertation inaugurale, sur le résultat, au point de vue des mitochondries, des deux divisions de maturation: la réduction quantitative de la substance mitochondriale. J'ai précisé le moment de la spermiogenèse où les mitochondries commencent à se déposer sur le filament axile: après la disparition de la manchette. Enfin, j'ai reconnu que la disparition de la spirale résulte, non pas de la confluence des tours de spire, mais du dépôt entre ceux-ci d'une substance unissante se colorant en violet, comme les mitochondries, par la méthode de Benda: j'ai pu, après Brown (1885), colorer le filament spiral du spermatozoïde adulte par le chlorure d'or.

Regaud a publié dans une série de notes (1908), puis dans un travail complet (1910), dont la partie relative à la spermiogenèse n'a pas encore paru, ses observations sur les mitochondries des cellules séminales du rat. Sa technique consiste principalement dans la fixation des pièces

par un mélange de formol et de bichromate, ou de formol et d'acide picrique, suivie d'un mordançage par le bichromate de potasse; les coupes sont colorées par l'hématoxyline ferrique.

En ce qui concerne les mitochondries des spermatogonies, REGAUD (1910)[1]) écrit: «Il est commun de voir les grains mitochondriaux groupés autour du noyau des spermatogonies du type poussiéreux (qui n'ont pas de corps cellulaire distinct au sein du protoplasma syncytial). La même constatation peut être faite pour les spermatogonies du type croûtelleux; mais la minceur de leur corps cellulaire ne m'a pas permis de distinguer si les grains appartiennent en propre aux spermatogonies ou bien au protoplasma syncytial ambiant (p. 305).» Je puis affirmer, pour ma part, que les spermatogonies du rat possèdent des mitochondries qui leur appartiennent en propre.

Pour les auxocytes au repos et en division, REGAUD confirme ma description de 1907. Il admet cependant que, pendant la mitose, les mitochondries augmentent de volume, en même temps que leur chromaticité se modifie: elles seraient, à ce stade, colorables par la safranine. Il considère les granulations que j'ai représentées dans mes figures 21 à 24 et 31 à 37 (1908, 3), comme des mitochondries.

Je crois devoir faire remarquer: 1. que dans les préparations à la méthode de BENDA, les mitochondries des spermatocytes de premier ordre en division ne sont pas plus volumineuses que dans les mêmes spermatocytes au repos; 2. que les grains représentés dans les figures en question existent uniquement, et parfois même dans les cellules au repos, dans les parties profondes de l'objet: on s'en convaincra en comparant avec ces figures, la figure 20, qui représente une cellule en mitose, prise dans la partie périphérique d'une préparation analogue[2]), et où il

[1]) Ce n'est pas le moment de discuter les détails de l'évolution des cellules séminales du rat, sur lesquels REGAUD n'est pas d'accord avec moi: l'auteur lyonnais a du reste confirmé mes observations dans tous les points essentiels, sauf un, sur lequel il a d'ailleurs complètement tort. REGAUD persiste à admettre en effet, que les chromosomes des spermatogonies (et des spermatocytes de second ordre) se divisent transversalement: or, j'ai montré avec la plus grande netteté, que cette division est longitudinale; ma figure 3 ne peut laisser aucun doute à ce sujet. Pour s'en tirer, REGAUD déclare «. . . je changerai d'avis quand j'aurai dûment constaté une division longitudinale aussi nette que celle qu'il (DUESBERG) a représentée dans sa figure 3» (p. 413). De deux choses l'une, ou bien ma figure est exacte, et alors REGAUD n'a pas de raison d'attendre pour changer d'avis; ou bien, elle est truquée: je n'insisterai pas, et j'ajoute seulement que j'ai offert à REGAUD une démonstration de cette préparation, qu'il n'a pas cru devoir accepter.

[2]) Les figures 20 et 21 sont prises dans la même préparation, la première au bord, la seconde dans la profondeur de la coupe.

n'y a pas traces de granulations. Comme d'autre part, les mitochondries n'étaient nullement colorées dans ces préparations, et qu'elles sont, d'après mes observations, moins volumineuses que les grains incriminés par REGAUD, j'en ai conclu, et je maintiens, que ces derniers sont un précipité. Pourquoi ce précipité paraît-il se produire avec plus de facilité dans les anaphases de la mitose, je l'ignore. REGAUD trouve que «mon explication n'explique rien, à moins qu'elle ne signifie que ces grains sont artificiels». Je n'ai pas eu la prétention d'expliquer un fait que je me suis borné à constater, et je pense en effet que ces éléments sont un produit des réactifs.

Pendant la seconde division de maturation, les mitochondries «. . .ne montrent qu'à un degré beaucoup moindre les changements de réactions histochimiques que j'ai décrits à propos des auxocytes (p. 376).» Nouvel argument contre l'opinion de REGAUD sur la nature mitochondriale des granulations dont je viens de discuter la valeur, qui apparaissent dans mes figures de la seconde division de maturation (figures 31 à 37) avec les mêmes caractères que dans les figures de la première.

Les observations de REGAUD sur la spermiogenèse sont, sur quelques points, plus complètes que les miennes (1907). REGAUD a, par exemple, très bien reconnu la disposition périphérique des mitochondries aux stades où je l'ai retrouvée chez le cobaye, et la réelle valeur de la disparition de la spirale du spermatozoïde adulte coloré par les procédés habituels. J'ai d'ailleurs reconnu mon erreur en 1908 (2 et 3), mais à l'heure actuelle, je ne suis pas encore d'accord avec REGAUD sur la nature de la substance qui unit les tours de spire, et qui, pour moi, n'est pas de nature mitochondriale, bien qu'elle se colore en violet par la méthode de BENDA. Admettre d'ailleurs, comme le fait REGAUD, que cette substance est de la substance mitochondriale, c'est, me paraît-il, revenir à ma première opinion: celle du fusionnement des tours de spire.

Je ne puis non plus accepter la description suivante de REGAUD: «Au stade 7 du deuxième cycle, les mitochondries se répartissent en deux catégories. a) Les unes restent disséminées par petits groupes dans le lobe; elles forment souvent de petites couronnes incomplètes autour des grosses enclaves lipoïdes. b) Les autres dont le sort remarquable est actuellement bien connu forment d'abord un manchon épais autour du filament axile, qui s'épaissit beaucoup précisément à ce moment (milieu du stade 7). Ensuite, elles s'ordonnent en un filament continu, enroulé en spirale autour du filament axile . . .» (1908, p. 5). Je crois, pour ma part, que toutes les mitochondries concourent à former le filament spiral; un certain nombre d'entre elles restent d'abord disséminées irré-

gulièrement dans le lobe postérieur de la spermatide pendant la formation du filament spiral, mais elles finissent par se joindre aux premières. Peut-être Regaud a-t-il confondu avec des mitochondries les premiers indices de l'apparition des «tingierbare Körner» de von Ebner.

Dans les notes que je viens de résumer brièvement, Regaud n'a pas précisé les relations entre le dépôt des mitochondries autour du filament axile et la manchette caudale, ni reconnu que le processus de formation de ce filament débute au voisinage de la tête pour s'étendre progressivement d'avant en arrière.

Les conclusions de Regaud sur la nature des chondriosomes sont les suivantes. Les chondriosomes ne sont, ni un artifice de préparation, ni de la chromatine extranucléaire. Regaud établit très nettement la distinction entre les chondriosomes d'une part, et certaines formations, dites «ergastoplasmiques», d'autre part[1]). Il considère les premiers comme des éléments très importants de la cellule, jouant dans les glandes par exemple, le rôle d'agents de l'intussusception élective, de la «fonction éclectique». Regaud paraît cependant disposé à admettre qu'il puisse se différencier au sein de la masse protoplasmique intermitochondriale, du protoplasme commun, comme il l'appelle, de nouveaux chondriosomes. Ainsi, il écrit à propos des mitochondries des cellules de Sertoli: «Il me semble indéniable que les variations de la teneur du protoplasma syncytial en mitochondries est explicable pour une faible part par un mouvement de translation de celles-ci de la couche génératrice vers la surface de l'épithélium en suivant les tiges des spermatophores; mais ce mouvement paraît n'avoir quelque importance qu'aux stades 9 et 10, au moment de l'expulsion des spermatozoïdes. Je n'ai rien observé qui puisse

---

[1]) Cette distinction n'est pas admise par Prenant. «Dans l'état actuel de nos connaissances, écrit-il (p. 277, 1910), il faut peut-être distinguer encore entre l'ergastoplasme et les mitochondries, et faire au premier une place à côté des autres. Mais j'ai le sentiment que cette place distincte, l'ergastoplasme ne la conservera pas, du moins l'ergastoplasme primitif tel que Garnier et les frères Bouin l'avaient conçu. L'ergastoplasme coïncidera de plus en plus avec la mitochondrie; tous deux ne sont sans doute que deux aspects différents que prend une même formation soumise à des techniques différentes». Cette opinion me paraît inconciliable 1. avec la notion du caractère transitoire de l'ergastoplasme, que Prenant reconnaît formellement; 2. avec les observations de Regaud et Mawas (1909), qui paraissent bien avoir démontré la coexistence dans les cellules glandulaires de deux substances, d'une part les chondriosomes, d'autre part des éléments correspondant à l'ergastoplasme. La coïncidence entre ergastoplasme et mitochondries dont parle Prenant, dépend peut-être uniquement de ce que certains auteurs ont appelé et appellent encore ergastoplasme des éléments figurés du protoplasme de nature mitochondriale.

faire penser à un mouvement inverse, comparable à celui qui porte rapidement les corps résiduels de la surface dans la couche génératrice, aux stades 1 et 2. Je pense donc qu'il se fait une néoformation de mitochondries dans la couche génératrice, et une disparition de mitochondries dans les travées radiaires, surtout à la surface de l'épithélium, après l'expulsion des spermatozoïdes» (p. 300—301). L'auteur ajoute cependant: «Il est bien possible aussi qu'un nombre plus ou moins considérable de mitochondries persistent dans la couche génératrice pendant les cycles successifs» (p. 301). A propos des chondriosomes des glandes (REGAUD et MAWAS, 1909), il admet qu'à la charge de phase maxima, ces éléments peuvent être rares ou même absents. Je pense pour ma part, que les chondriosomes ne sont pas une différenciation du cytoplasme intermitochondrial, comme ces observations pourraient le faire croire, mais que tout chondriosome provient d'un chondriosome antérieur, et que par conséquent, dans les cas cités plus haut ou d'autres analogues, il doit exister une réserve de substance mitochondriale.

REGAUD croit que «c'est dans un ensemble de réactions micro-chimiques qu'il faut chercher le critérium des substances mitochondriales (1908, p. 11)». Il s'est efforcé, par une série d'essais de fixateurs, de mordants et de colorants, de reconnaître quelques-unes des propriétés chimiques de la substance mitochondriale. Il a pu établir notamment, que dans les pièces fixées par le picro-formol, et postchromisées, les chondriosomes se colorent parfaitement; si, entre la fixation et la chromisation, on traite par l'alcool, il devient impossible de colorer les mitochondries. La substance caractéristique de celles-ci serait donc soluble dans l'alcool tant qu'elle n'a pas été chromisée[1]). Sans méconnaître l'intérêt de ces recherches, je pense qu'elles ne fournissent encore à l'heure actuelle qu'une base bien hypothétique, et de plus, que les résultats de la méthode microchimique ne présenteront jamais les mêmes garanties que ceux obtenus par l'étude morphologique: c'est ainsi, par exemple, que REGAUD (1909 et REGAUD et FAVRE 1909, 1 et 2) a pu, en se basant sur ces réactions, montrer que les myofibrilles ne se colorent pas comme les mitochondries, (ce qui est parfaitement exact), et rejeter leur nature mitochondriale, alors que j'ai pu suivre pas à pas leur genèse aux dépens des chondriosomes des cellules embryonnaires. La méthode microchimique expose à méconnaître toutes les différenciations des chondriosomes au cours de l'ontogenèse.

[1]) Après la fixation par le liquide de FLEMMING, la postchromisation est parfaitement inutile (cf. MEVES, 1908, et DUESBERG, 1910, 2.).

De plus, certaines conclusions de Regaud n'ont à mon avis qu'une valeur d'interprétation, et reposent sur l'idée préconçue, que les phénomènes de coloration sont des réactions chimiques. Prenons le cas des mitochondries du syncytium sertolien. Regaud (1910) admet qu'il y a dans le syncytium deux variétés de mitochondries, «. . . celles qui sont colorables sans chromisation préalable, celles qui ne sont colorables qu'après chromisation préalable» (p. 301). Il ajoute: «Les mitochondries colorables sans chromisation sont moins nombreuses que les autres. Elles ont d'ailleurs le même aspect, les mêmes dimensions, les mêmes localisations; elles montrent des variations du même ordre au cours du cycle spermatogénétique» (p. 301). Le seul caractère sur lequel Regaud se base en réalité pour admettre l'existence de deux catégories de mitochondries dans le syncytium sertolien, c'est la différence de nombre, suivant que les pièces ont été chromisées ou ne l'ont pas été. Regaud en conclut que ces mitochondries sont de deux sortes, différentes par leur composition chimique; mais nos réactions colorantes sont, à mon avis, trop peu précises pour que cette conclusion s'impose, et l'on pourrait dire aussi bien, qu'après la chromisation, la coloration des mitochondries réussit mieux que si l'on n'emploie pas ce procédé, sans qu'il soit certain pour cela que celles qui se colorent soient différentes chimiquement de celles qui ne se colorent pas. Nous savons parfaitement, par exemple, que l'hématoxyline ferrique peut colorer les centrioles ou ne pas les colorer, ou les colorer seulement dans certaines cellules d'une même préparation: faut-il en conclure à une différence chimique entre les centrioles de ces différentes cellules?

Dans son grand travail sur les spermatozoïdes des Mammifères, dans lequel il s'occupe surtout des formes adultes, Retzius (1909) a consacré une bonne partie de son attention à l'étude des mitochondries (von Brunnsche Körner)[1]). Je ne puis entrer ici dans le détail de ses observations

[1]) «In den zahlreichen Arbeiten, écrit Retzius (p. 229), welche in der späteren Zeit dem Bau der Spermien und der Spermiogenese gewidmet sind, findet man sie (les mitochondries) sonst sehr wenig berücksichtigt; und in den diesen Arbeiten beigefügten Abbildungen finden sich auch keine naturgetreuen Wiedergaben derselben. Außer den hier reproduzierten Abbildungen von Brunn's und Benda's gibt es nur solche Figuren, in denen ganz kleine, alternierende Körnchen zu sehen sind oder eine gewisse allgemeine undeutliche Körnigkeit in der Hülle angegeben ist, sogar in der neuesten Arbeit von Duesberg (v. Okt. 1908) finden sich noch in den Abbildungen der weit entwickelten Spermiden, wo die zahlreichen v. Brunnschen Körner gut ausgebildet und sehr regelmäßig angeordnet sein sollen (s. o. meine Taf. 48, fig. 8 und 9), keine solchen Körner

qui ont porté sur un grand nombre d'espèces: cela me conduirait trop loin. Je me bornerai à résumer brièvement ses résultats. Des recherches de Retzius, il résulte que la gaîne mitochondriale du spermatozoïde des Mammifères peut se présenter sous deux formes principales: tantôt, elle est granuleuse, que les grains qui la constituent soient bien nets et parfaitement individualisés, comme chez les Marsupiaux, ou au contraire, comme dans la plupart des cas, peu distincts et plus ou moins confondus; tantôt la gaîne mitochondriale a la forme d'un filament enroulé en spirale autour du filament axile, disposition qui est particulièrement nette chez les Muridés[1]). Nous allons voir dans un instant qu'une troisième forme est possible: chez le chat, la gaîne mitochondriale est, d'après Leplat (1910), formée de disques superposés.

Dans ses conclusions, Retzius reconnaît la grande valeur des chondriosomes et se déclare très tenté d'attribuer à la gaîne mitochondriale du spermatozoïde un rôle dans la fécondation: «. . . ich selbst bin schon seit einer Reihe von Jahren sehr geneigt gewesen, in den v. Brunnschen Körnern der Spermien (bzw. der Spiralfaser) ein Gewebselement zu sehen, welches bei der Befruchtung (bzw. der Vererbung) eine wichtige Rolle spielt» (p. 230). Il croit cependant, et avec raison, que cette question n'a pas encore reçu de solution définitive. Parmi les arguments qu'il fait valoir contre la théorie de Benda et de Meves, il en est un que je ne comprends pas: «Bei der hier vorliegenden Frage von der Bedeutung der v. Brunnschen Körner (bzw. der Spiralfaser), écrit Retzius, für die Befruchtung und die Vererbung, müssen indessen, bevor ich diese Frage diesmal verlasse, zwei eigentümliche Verhältnisse hervorgehoben werden, welche gegen eine solche Rolle zu sprechen scheinen, erstens die bedeutende Verminderung ihrer Substanz, als sie in die Bildung der Spiralfaser eingehen, und zweitens . . . .» (p. 230). Je ne vois pas à quelle diminution de substance Retzius fait allusion dans cette phrase.

Moreaux (1909) signale chez le macaque la formation, dans l'étendue de la pièce intermédiaire du spermatozoïde, d'un filament spiral, aux dépens de mitochondries, disséminées dans le cytoplasme de la spermatide

---

um den Achsenfaden angegeben oder angedeutet.» Je ne puis m'expliquer cette phrase de Retzius qu'en admettant qu'il n'a pas eu connaissance de mon travail de 1907, dans lequel j'ai représenté nettement les mitochondries des spermatides et leur rôle dans la formation du filament spiral.

[1]) Notons que Retzius rejette formellement l'existence d'une spirale chez les primates et notamment chez l'homme, où Benda l'avait décrite (1897).

jeune. Cette observation est en contradiction avec celles de Retzius sur les spermatozoïdes des Primates.

Grâce à la méthode de Benda, Leplat (1910) a obtenu chez le chat de bonnes préparations de chondriosomes. Dans les spermatogonies, comme dans les jeunes spermatocytes, les mitochondries s'accumulent généralement autour de l'idiozome. Pendant les divisions de maturation, on observe, comme chez le rat, une disposition régulière des grains dans tout le cytoplasme et leur répartition entre les cellules-filles. Dans la spermatide, toutes les mitochondries se disposent autour du filament axile, immédiatement après la disparition de la manchette; la gaîne mitochondriale est d'abord granuleuse, puis les granulations se fusionnent latéralement et forment des disques. Le processus débute comme chez le rat, au voisinage de la tête.

Dans le spermatozoïde adulte, on trouve un manchon mitochondrial homogène, que l'auteur croit s'être formé par fusionnement des disques.

Les observations, encore rares d'ailleurs, sur les chondriosomes des cellules séminales des Vertébrés, montrent que, si dans les classes inférieures (Amphibiens), il existe des chondriosomes de forme filamenteuse, la forme granuleuse paraît être la règle chez les Mammifères. Cette forme se maintient pendant les divisions de maturation: on observe bien, pendant la seconde division du cobaye, quelques chondriomites, mais la formation de chondriocontes réguliers, comme chez les Insectes, n'a pas encore été signalée jusqu'ici. Dans la spermatide des Mammifères, les mitochondries ne se condensent pas en un corps homogène, comparable au Nebenkern, mais restent individualisées. Tous les observateurs sont d'accord sur leur sort final: elles forment une gaîne, de structure variable, au filament axile du spermatozoïde.

Tous les auteurs (Benda, Meves, Regaud, Retzius, Leplat et moi-même) sont également d'accord sur la nature cytoplasmique des chondriosomes des cellules séminales des Mammifères.

3. Quelques remarques à propos d'un récent travail de Goldschmidt.

Vejdovsky (1907) a émis l'hypothèse que les «Chromidialstränge» décrits par Goldschmidt (1904) dans les cellules somatiques de plusieurs espèces d'*Ascaris*, sont «stark verletzte und zerrissene Fäden des ‚normalen' fädigen Gerüstapparates» (p. 89) des grandes cellules des Asca-

rides. Son élève Bilék (1909) a développé cette idée et montré que l'emploi de réactifs brutaux détermine l'apparition dans ces cellules d'éléments tout-à-fait analogues aux «Chromidialsträngen» de Goldschmidt.

Dans un travail récent, à la critique duquel sont consacrées les lignes qui vont suivre, Goldschmidt (1909) s'est élevé contre la manière de voir de Vejdovsky et de Bilék, et a maintenu sa première opinion. Mon intention n'est pas d'intervenir ici dans cette discussion: je reviendrai prochainement sur ce point, quand je me serai fait une opinion personnelle sur la question; je dois cependant dire dès maintenant que la figure 20 de Bilék me paraît très démonstrative. Je rappelle seulement, que dans un travail antérieur (1910, 2), j'ai eu l'occasion de faire remarquer 1. que l'origine nucléaire des «Chromidialstränge» n'est pas démontrée par Goldschmidt; 2. qu'en admettant l'exactitude de ses observations, l'identité de ces éléments avec les chondriosomes, dont ils diffèrent par leurs réactions colorantes, leur inconstance, leur discontinuité et leur façon de se comporter dans la cellule en fonctionnement, est encore moins établie. C'est aux considérations sur les chondriosomes des cellules sexuelles et somatiques, émises par Goldschmidt dans le même travail, que je désire m'arrêter plus longuement.

De ces considérations, il résulte que Goldschmidt est en voie de modifier son opinion sur les chondriosomes d'une façon très heureuse. L'un des premiers arguments sur lesquels s'appuyait l'école de Münich pour admettre la nature «chromidiale» des chondriosomes, était la soi-disant identité de leurs réactions colorantes avec celles de la chromatine. Goldschmidt reconnaît maintenant «. . . daß die Chromidien nur direkt nach ihrem Austritt Chromatin darstellen, nachher aber je nach ihrer Funktion gründlichere oder geringere chemische Umwandlungen und Abbau erfahren» (p. 106). Il admet par conséquent que les chondriosomes peuvent présenter une colorabilité différente de celle de la chromatine. Encore un petit pas, et il reconnaîtra que, par certaines méthodes, cette différence de colorabilité est absolument constante.

Goldschmidt avoue aussi son erreur sur le point suivant: «Ich glaubte früher, écrit-il page 108, daß er (der Chromidienaustritt) hauptsächlich auf die Periode der Synapsis lokalisiert sei. Das hat sich allerdings als irrig erwiesen» (p. 108). Il reconnaît maintenant l'existence de «chromidies» dans les spermatogonies[1]). Quand Goldschmidt se

---

[1]) Si Goldschmidt et ses élèves ont eu tant de peine à reconnaître l'existence des chondriosomes dans les spermatogonies et les ovogonies, cela tient tout d'abord à l'insuffisance de leur technique: les chondriosomes sont, dans cette généra-

sera décidé à employer pour l'étude des chondriosomes les méthodes appropriées, nul doute qu'il ne s'aperçoive alors que ces éléments se trouvent, dans les spermatogonies comme dans les ovogonies[1]), non pas «häufig» mais d'une façon constante, et qu'il ne reconnaisse leur continuité à travers toute la lignée sexuelle.

Un autre point sur lequel nous sommes maintenant d'accord est le suivant. Pour combattre l'objection que l'on pourrait lui faire, d'une disproportion entre la masse de chondriosomes et le noyau dont ils tireraient leur origine, Goldschmidt se voit obligé d'accorder aux «chromidies» le pouvoir d'assimiler dans le plasma et de s'y multiplier. Enfin, il reconnaît l'exactitude des observations de Meves (1907, 2, 1908) et des miennes (1910, 2) sur le rôle des chondriosomes dans la différenciation des tissus et plus spécialement dans la genèse des neurofibrilles et des myofibrilles[2]).

De tout ceci, il résulte que pour Goldschmidt, les chondriosomes sont maintenant des éléments qui peuvent présenter des réactions colorantes plasmatiques, qui sont capables d'assimiler et de se multiplier dans le protoplasme et de se modifier par conséquent considérablement aux dépens de celui-ci; que dans certains cas, ils existent déjà dans les cellules-souches de l'épithélium sexuel et se transmettent par continuité directe aux générations cellulaires ultérieures; et qu'enfin, les chondriosomes sont des éléments extrêmement importants de la cellule, puisqu'ils constituent le substratum matériel de toutes les différenciations qui se produisent dans le cours de l'ontogenèse. Nous voilà loin de la théorie

---

tion des cellules sexuelles, généralement peu abondants, et leur conservation nécessite une bonne fixation. De plus, ces chondriosomes gênent considérablement, non seulement la théorie de Goldschmidt (séparation au stade «bouquet» de la trophochromatine et de l'idiochromatine) mais encore celle de R. Hertwig (expulsion de substance nucléaire pour maintenir la «Kernplasmarelation»). On peut même dire que la présence de chondriosomes dans les spermatogonies (et dans les ovogonies) est absolument incompatible avec ces théories. Enfin, les images que l'on observe pendant la période de multiplication ne donnent à la théorie nucléaire pas l'ombre d'un appui. Si Goldschmidt croit pouvoir dire que les observations de Buchner sur les spermatogonies de *Gryllotalpa* «eine chromidiale Natur auch dieser Strukturen wahrscheinlich machen (p. 111)», il faut avouer qu'il n'est pas difficile dans le choix de ses moyens de démonstration: les observations de Buchner ne démontrent en effet rien du tout, de l'aveu même de l'auteur («der Nachweis . . .» etc. voir plus haut, p. 99).

[1]) Même chez l'*Ascaris*, contrairement à l'opinion de Mlle Schoonjans (1909), qui pense que «l'appareil mitochondrial apparaît après la dernière division ovogoniale . . .» (p. 6).

[2]) Les recherches de Hoven (1910) viennent de confirmer l'opinion de Meves sur le rôle des chondriosomes dans la formation des neurofibrilles.

primitive, dans laquelle les chondriosomes n'apparaissaient qu'à un stade déterminé de la période d'accroissement des cellules sexuelles, ne se développaient dans les cellules somatiques que sous l'influence d'un «fonctionnement intensif» de la cellule, et constituaient en réalité, pour GOLDSCHMIDT comme pour R. HERTWIG, une sorte de produit de rebut, expulsé par le noyau dans le cytoplasme!

Reste la question de l'origine nucléaire des chondriosomes, sur laquelle GOLDSCHMIDT demeure intraitable. «Die Allgemeingültigkeit der Chromidienlehre, écrit-il page 107 du même travail, hängt daher zu recht großem Teil vom Nachweis ab, daß die Mitochondrien, Chondriokonten usw. aus Chromidien hervorgehen, — wohlverstanden, nicht Chromidien sind[1]) —, somit zum Begriff des Chromidialapparats gehören. Ich erachte diesen Beweis für vollständig erbracht»[2]). On n'est pas plus catégorique. Et GOLDSCHMIDT ajoute, très judicieusement d'ailleurs: «Zwar liegen viel mehr negative als positive Befunde in dieser Beziehung vor; aber man möge sich doch einmal darüber klar werden, daß niemals negative Befunde positive widerlegen können.» Mais la question est de savoir ce que valent les faits positifs sur lesquels s'appuie GOLDSCHMIDT; examinons-les d'un peu plus près, et tout d'abord pour les cellules sexuelles. Il n'est pas sans intérêt de faire remarquer, avant d'aller plus loin, que tous les auteurs qui combattent l'origine nucléaire des chondriosomes sont précisément ceux, qui, ayant employé les méthodes appropriées, ont obtenu une bonne conservation et une coloration élective des chondriosomes: tandis qu'aucun des élèves de GOLDSCHMIDT (sauf peut-être WASSILIEFF, d'après quelques-unes de ses figures), n'a jamais eu sous les yeux des chondriosomes bien conservés. La simple comparaison des figures de BENDA, MEVES, GIGLIO-TOS et GRANATA, DINGLER, GÉRARD etc., avec celles de BUCHNER et de POPOFF, n'est certes pas à l'avantage des préparations obtenues par ces derniers auteurs. Quant à la valeur des «einwandfreien Beobachtungen» de POPOFF, des «schönen Befunde» de WASSILIEFF, des observations de BUCHNER, qui aurait «auf das schönste die Beobachtungen WASSILIEFFS bestätigt», je crois avoir montré plus haut qu'aucun de ces travaux ne mérite les qualificatifs que GOLDSCHMIDT leur décerne. Les observations de WASSILIEFF et de BUCHNER sont entachées d'erreur et passibles d'une interprétation toute différente de celle des auteurs; POPOFF et BUCHNER n'ont eu à leur disposition qu'un ma-

---

[1]) Conclusion logique: l'expression de «chromidies» appliquée aux chondriosomes est à rejeter . Encore un point sur lequel GOLDSCHMIDT se met d'accord avec MEVES et moi.

[2]) N'est pas souligné dans l'original.

tériel extrêmement mal conservé; ni Wassilieff, ni Popoff, ni Buchner n'ont démontré l'origine nucléaire des chondriosomes. Où sont les «positive Befunde» de Goldschmidt? J'ai également donné plus haut mon avis sur les observations de Moroff et de Schaxel, que Goldschmidt cite à l'appui de sa thèse, et je n'y reviendrai pas. Enfin, il est un dernier exemple d'expulsion de chromidies,» das glänzendste Beispiel, das mir bisher zu Gesicht gekommen (Goldschmidt, p. 110)», celui des ovogonies (?)[1]) de *Proteus* (Jörgensen): cet exemple, Meves (1910, 1) le tient «nach eigener Kenntnis zahlreicher ähnlicher Objekte, speziell der Eizellen von *Salamandra*, für irrtümlich, bzw. schematisiert» (p. 160). Quant à moi, mon expérience des objets étudiés par les élèves de Goldschmidt (je rappelle ici mes observations sur le Nebenkern de *Blatta germanica* et sur les chondriosomes des spermatogonies de *Gryllotalpa*) m'autorise à n'accueillir les affirmations de ces observateurs qu'avec un extrême scepticisme.

La théorie de Goldschmidt ne serait pas complète, si elle ne cherchait à s'étendre aux chondriosomes des cellules somatiques adultes et embryonnaires. Pour Goldschmidt, les observations sur les glandes démontreraient à l'évidence le rôle de «chromidies» expulsées du noyau dans la secrétion: Goldschmidt néglige malheureusement les travaux de Regaud et de ses élèves (Regaud 1909, 1, Regaud et Mawas 1909 etc), dont les conclusions sont en désaccord complet avec sa théorie. En ce qui concerne les chondriosomes des cellules embryonnaires, Goldschmidt croit avoir trouvé dans une note de Moroff (1909, 2) et dans un travail de Scott (1899)[2]), les preuves de leur origine nucléaire. Singulière contradiction! Goldschmidt, qui reconnaît l'exactitude des observations

---

[1]) Ovogonie est vraisemblablement un lapsus pour ovocyte.

[2]) Remarquons que la basichromatine de Scott formerait, d'après cet auteur, non pas les neurofibrilles, mais les corpuscules de Nissl. Quant aux observations de Moroff, elles ne peuvent être acceptées sans contrôle, d'autant plus que je suis en mesure de les contredire formellement pour les Vertébrés (triton, poulet, lapin).

P. S. Pendant que ce travail était à l'impression a paru une note de Mlle Krimmel (Chromosomenverhältnisse in generativen und somatischen Mitosen bei *Diaptomus coeruleus*, nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane. Zool. Anz. XXIV), qui contredit formellement Moroff: »In bezug auf die Muskeln möchte ich nur soviel sagen, écrit Mlle Krimmel, daß meine Bilder keine Stütze zu liefern scheinen für die Anschauung, welche Moroff ausgesprochen hat. . . . Vielmehr tritt die Bildung der Muskelfibrillen als inneres Plasmaprodukt der Muskelzellen gerade bei den Copepoden sehr schön zutage.«

J'ai moi-même pu m'assurer de l'inexactitude des observations de Moroff, en ce sens que j'ai constaté, chez des individus adultes de l'espèce *Cyclops*, l'existence de noyaux dans les fibres musculaires.

de MEVES et des miennes sur les chondriosomes des cellules embryonnaires et leur rôle dans la différenciation des tissus, méconnaît l'un des caractères principaux que nos observations permettent d'attribuer à ces chondriosomes: celui de constituer un matériel indifférent, présent dans toutes les cellules embryonnaires, susceptible ultérieurement de se différencier suivant les besoins locaux, de fournir les éléments caractéristiques d'un tissu déterminé; il oublie que les chondriosomes, précurseurs des neurofibrilles ou des myofibrilles, ne se forment pas dans les neuroblastes ni dans les myoblastes, mais y subissent simplement leur différenciation en neurofibrilles et en myofibrilles; que ces chondriosomes sont en relation de continuité directe avec les chondriosomes des stades antérieurs [1]).

C'est sur cette notion de la continuité des chondriosomes à travers toutes les générations cellulaires que je veux insister en terminant. Si les observations de MEVES et les miennes sur le poulet, n'ont pas établi leur continuité avec les éléments mitochondriaux des cellules sexuelles, elles ont montré en tous cas d'une manière évidente, que les chondriosomes se transmettent aux cellules-filles dans tout le cours ultérieur du développement: toutes les cellules, sauf les prolongements des cellules nerveuses, d'embryons de poulets du dixième jour, renferment des chondriosomes, dont la continuité avec les chondriosomes des stades antérieurs peut être aisément démontrée. Mes observations sur l'abeille (1908, 1) et le lapin (1910, 1) ont établi de plus que les chondriosomes ne sont pas un produit de différenciation du protoplasme des cellules embryonnaires, mais dérivent des mitochondries des cellules sexuelles, tout au

---

1) La réelle valeur des observations de MEVES et des miennes sur la différenciation des chondriosomes des cellules embryonnaires au cours de l'ontogenèse, paraît aussi avoir échappé à PRENANT. Cet auteur écrit en effet: «La description de DUESBERG (il s'agit de ma description du rôle des chondriosomes dans la formation des myofibrilles) coïncide objectivement avec celle de GODLEWSKY et d'autres; il n'y a en plus que le mot de mitochondrie et non le fait» (p. 240). En réalité, mes observations ne concordent avec celles de GODLEWSKY que sur un point, sur l'existence, au cours du développement du myoblaste, de fibrilles homogènes; elles s'en séparent sur tout ce qui concerne la différenciation ultérieure de ces fibrilles, et sur la constitution du feuillet musculaire. Elles en diffèrent surtout sur un point essentiel: pour GODLEWSKY, les fibrilles se forment dans les myoblastes, pour moi, elles ne sont que le produit de la différenciation d'un matériel indifférent, présent dans toutes les cellules embryonnaires et capable de se modifier d'une manière spéciale dans les différents tissus. Mes observations, comme celles de MEVES (et de HOVEN), montrent, et c'est là leur principale valeur, que les chondriosomes, comme l'avait dit MEVES (1907, 2, 1908), représentent bien ce matériel indifférent.

moins des mitochondries de l'œuf: chez le lapin, j'ai pu suivre les transformations successives des granulations mitochondriales de l'œuf non fécondé et fécondé en vésicules à la fin de la segmentation, en bâtonnets gros et courts à la fin du cinquième jour, en chondriocontes allongés et grêles à la fin du huitième jour, ne différant de ceux des cellules embryonnaires du poulet que par leur minceur plus grande, et j'ai vu leur différenciation en myofibrilles dans les myoblastes. Une observation récente de Meves (1910, 2) a fait faire à la question un pas plus important encore: chez l'*Ascaris*, Meves a pu montrer que les mitochondries du spermatozoïde se retrouvent dans l'œuf fécondé sous forme d'éléments parfaitement individualisés. Ainsi établie, la notion de la continuité des chondriosomes est en opposition directe avec la théorie de Goldschmidt, comme avec celle qui voudrait faire du chondriosome un produit de différenciation du cytoplasme: s'il est contraire aux faits d'attribuer aux chondriosomes une origine nucléaire, il n'est pas moins inexact de parler de l'origine cytoplasmique de ces éléments. Les chondriosomes font partie intégrante du protoplasme de la cellule; il n'y a pas plus lieu de rechercher leur origine, au point de vue cytologique, que celle du noyau ou du restant du cytoplasme: tout chondriosome provient d'un chondriosome antérieur[1]).

Liège, juin 1910.

Appendice I.

La rédaction de ces notes était entièrement terminée, quand j'ai reçu, grâce à l'extrême obligeance de l'auteur, le travail de Fauré-Frémiet, intitulé «Etude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles» (Archives d'Anatomie microscopique. T. 11. 1910).

Fauré-Frémiet a étudié les chondriosomes des cellules séminales, principalement chez *Pyrrhocoris apterus*, *Gryllus campestris* et *Arion rufus*. Ses observations ont été faites en partie sur le frais, en partie sur des éléments fixés et colorés, et notamment par la méthode de Benda, qui paraît lui avoir parfaitement réussi. Il représente les chondriosomes des spermatocytes de premier ordre de *Pyrrhocoris*, d'abord comme des

[1]) Si Schaxel (Die Beziehungen des Chromatins zum Cytoplasma bei der Eireifung, Furchung und Organbildung des Seeigels *Strongylocentrotus lividus* Brandt. Zool. Anz. XXV) croit pouvoir nier la continuité des chondriosomes des cellules sexuelles avec ceux des cellules embryonnaires, cela tient certainement, ou bien à ce qu'il n'a pas vu de chondriosomes, ou bien à ce qu'il n'en a vu que ce qu'une technique défectueuse pouvait lui en montrer.

vésicules, rappelant les «Dotterkugeln» de Henking, puis comme des filaments, comparables à ceux décrits par Henneguy (1904) et aux pseudochromosomes de Gross (1907). Ces filaments se disposent autour du fuseau pendant la mitose et se divisent transversalement. Dans la spermatide, les chondriocontes se ramassent en un Nebenkern, qui se subdivise en deux parties de structure filamenteuse et entoure le filament axile.

Chez *Gryllus campestris*, Fauré-Frémiet a retrouvé les mitochondries décrites par Henneguy (1904), mais a pu suivre leur évolution pendant la mitose. Elles s'alignent, ici comme dans un grand nombre de cas, de façon à former des chondriocontes, qui se segmentent à l'anaphase en deux parties.

Chez *Arion rufus*, les chondriosomes sont des granulations ou de courts bâtonnets, qui ne paraissent subir aucune modification pendant la division, ni des spermatogonies, ni des spermatocytes, et ne se condensent dans la spermatide, pas plus que chez *Helix pomatia*, en un corps homogène. Ils se disposent autour du filament axile et forment par confluence deux tigelles, qui entourent ce dernier et lui constituent une gaîne définitive. Fauré-Frémiet a vraisemblablement confondu avec les chondriosomes, des éléments (son Nebenkern) comparables aux «filaments archiplasmatiques» d'*Helix* (Benda, 1899), auxquels il attribue, à tort, une origine mitochondriale.

Fauré-Frémiet a également fait des recherches sur les mitochondries des cellules sexuelles femelles, et notamment chez *Iulus* (*terrestris* ?). Il trouve, dans les jeunes ovocytes, des granulations mitochondriales disséminées dans tout le protoplasme; elles s'accumulent ensuite en un point et forment un amas, placé contre la vésicule germinative, qui finit par entourer presque complètement celle-ci. Cet anneau se désagrège au moment de la formation des éléments vitellins, dans la genèse desquels les chondriosomes peuvent intervenir directement.

De ses recherches sur les cellules sexuelles, Fauré-Frémiet conclut à la nature cytoplasmique des chondriosomes et prend nettement position contre Popoff et Wassilieff. Ses intéressantes observations sur les Protozoaires portent un autre coup, plus rude encore, à la théorie de Goldschmidt. Fauré-Frémiet décrit chez un grand nombre de Protozoaires, et tout particulièrement chez les Infusoires ciliés, des éléments, déjà signalés sous d'autres noms par d'autres auteurs, qui présentent tous les caractères morphologiques et les réactions colorantes des chondriosomes des cellules des Métazoaires, et qu'il considère, avec raison à mon avis, comme leurs homologues. Ce sont des grains ou de courts

bâtonnets, parfois de petites vésicules, enrobés dans une substance fondamentale d'apparence homogène, assez difficilement visibles sur le frais, colorables in vivo par le violet dahlia, et prenant d'une manière intense le Krystal-Violet dans la méthode de Benda. Leur disposition dans l'animal est parfois très caractéristique. Chez *Glaucoma piriformis*, ces éléments, de forme allongée, sont surtout situés dans l'exoplasme, et forment une file régulière entre chaque ligne d'implantation de cils, disposition qui donne, quand on met au point sur la surface de l'infusoire, une striation longitudinale. Chez *Trachelius ovum*, les chondriosomes sont granuleux ou fusiformes, et se trouvent répartis dans tout le protoplasme; ils s'accumulent dans l'exoplasme entre les lignes d'implantation ciliaire. Dans d'autres cas, (*Chilomonas paramoecium*), on observe une abondance particulière de mitochondries autour du pharynx[1]).

Les chondriosomes des Protozoaires sont, d'après Fauré-Frémiet, «. . . des éléments morphologiques constants, appartenant à l'architecture de la cellule» (p. 531). Ils ne présentent aucun rapport, ni d'origine, ni de colorabilité, avec l'appareil nucléaire. Ils coexistent chez les Infusoires avec le macronucleus. Enfin, ils ont encore un autre caractère, qui me paraît particulièrement intéressant: les chondriosomes peuvent affecter la forme de bâtonnets étranglés en leur milieu, forme qui suggère immédiatement l'idée d'une division et par conséquent d'une multiplication. Que cette manière de voir n'est pas une simple hypothèse, c'est ce qui résulte nettement: 1. du synchronisme dans les variations de forme des chondriosomes d'un individu déterminé; 2. du synchronisme entre l'apparition de ces figures de division et de la division du micronucleus et et de l'infusoire tout entier. Il y a donc ici, comme chez les Métazoaires, continuité entre les chondriosomes des différentes générations cellulaires.

Quels sont maintenant les rapports de ces éléments avec ceux connus sous le nom de «chromidies»? Fauré-Frémiet croit tout d'abord que l'on a décrit sous ce nom, des formations qui sont bien certainement des chondriosomes. Il émet ensuite des réserves sur l'exactitude des observations de R. Hertwig, de Zuelzer, de Schaudinn, etc., et croit que «. . . le développement et la formation de noyaux aux dépens du chro-

1) Un élève du laboratoire de l'Institut d'Anatomie, M. Leplat, a obtenu, au commencement de cette année, d'excellentes préparations de chondriosomes chez des infusoires parasites de la Grenouille (*Nycthoteus*, *Balantidium*, *Opalina*), qui montrent des images absolument identiques à celles de Fauré-Frémiet, et me permettent de confirmer la description de cet auteur. On voit notamment l'accumulation des chondriosomes dans l'exoplasme, entre les lignes d'implantation des cils, décrite par Fauré-Frémiet chez *Trachelius ovum*.

midium n'est pas encore clairement établie» (p. 484). Admettons cependant que l'on puisse trouver dans le protoplasme des Protozoaires, à certains moments de leur vie, une substance d'origine nucléaire, capable de reconstituer des noyaux: les «Chromidien» des auteurs allemands. Les observations de FAURÉ-FRÉMIET démontrent alors qu'il existe en outre chez les Protozoaires, des éléments constants, continus et indiscutablement de nature cytoplasmique, tout différents des chromidies, et que ce sont ces éléments, et non pas les chromidies, qui sont les homologues des chondriosomes des cellules des Métazoaires. C'est la ruine définitive de la théorie de GOLDSCHMIDT.

Appendice II.

Dans un mémoire paru pendant que ce travail était à l'impression, VAN MOLLÉ (La manchette dans le spermatozoïde des Mammifères, La Cellule, XXVI, 1910) s'efforce de défendre les résultats qu'il publia en 1906, dans son travail sur la spermiogenèse de l'écureuil, et de les confirmer par de nouvelles observations. Discuter tous les détails de celles-ci et relever toutes les erreurs que contient ce travail nous conduirait trop loin; je me bornerai à faire la critique des conclusions principales de VAN MOLLÉ, qui sont: 1. la manchette caudale est d'origine nucléaire; 2. elle intervient dans la constitution de la pièce intermédiaire du spermatozoïde; 3. la spermatide des Mammifères ne contient qu'un centriole unique, «qui a fondamentalement la forme d'une équerre». Ces conclusions sont basées sur une étude du testicule de la taupe, du rat et du cobaye: je m'occuperai surtout dans cette critique de ces deux derniers objets, dont je puis parler en pleine connaissance de cause.

1. La manchette caudale est d'origine nucléaire. La question de la nature de la manchette, dont l'origine cytoplasmique avait déjà été affirmée par LENHOSSÉK, a été en réalité tranchée, et d'une façon définitive, par les observations de MEVES sur le cobaye. Cet auteur a vu la manchette se former aux dépens de filaments protoplasmiques, qui, en se fusionnant, engendrent une mince membrane. La description de MEVES a été depuis confirmée par NIESSING, ce que VAN MOLLÉ parait ignorer, et cette confirmation mérite d'autant plus d'être prise en considération que NIESSING avait autrefois soutenu l'origine nucléaire de la manchette. De plus, MOORE et WALKER, tout en admettant l'intervention de l'idiozome dans la formation de la manchette, ont reconnu l'état filamenteux de cet organe. Seul, VAN MOLLÉ n'a pas vu

les filaments qui en constituent la première ébauche. La structure filamenteuse n'est d'ailleurs pour lui qu'une apparence. La manchette se formerait, beaucoup plus tôt que ne le pense Meves, aux dépens d'une hernie circulaire du noyau; elle se présenterait par conséquent à la coupe, et c'est ainsi que van Mollé la figure, non pas comme un simple trait, mais avec un double contour.

Je ferai remarquer tout d'abord, que la figure 11, qui représente, dans le travail de van Mollé, le premier stade de formation de la manchette, est un stade de très peu antérieur à celui auquel Meves voit les premiers filaments cytoplasmiques qui en constituent l'ébauche (v. la fig. 17 de cet auteur). L'explication de van Mollé, d'après laquelle Meves aurait pris pour une étape de la genèse de la manchette, une manchette complètement formée et plissée, ne tient donc pas debout. 2. Qu'il paraît à première vue impossible que la hernie nucléaire décrite par van Mollé, et encore moins le double contour de la manchette, ait pu échapper à un observateur de la valeur de Meves, qui représente dans une série de dessins, bien autrement nets et précis que ceux de van Mollé, un grand nombre de coupes, non seulement longitudinales, mais encore transversales de la manchette. De fait, j'ai pu, comme je l'ai dit plus haut, m'assurer de l'exactitude complète de la description de Meves: si van Mollé n'a pas vu les filaments aux dépens desquels se forme la manchette, cela prouve tout simplement que ses observations sont défectueuses. Son erreur, abstraction faite d'une bonne part attribuable à l'insuffisance de l'observation et de la coloration, peut s'expliquer sans doute pour le reste par le mauvais état de conservation de son matériel: les hernies qu'il décrit sont vraisemblablement le résultat de la rétraction, du ratatinement de noyaux mal fixés.

Ces remarques sur l'état de conservation du matériel de van Mollé, sur sa technique et sur la valeur de ses observations, s'appliquent également aux autres objets étudiés par l'auteur, et notamment au rat. Les figures 17 à 24 de van Mollé montrent encore une fois des noyaux ratatinés; on n'y voit pas traces de centrioles; l'évolution de l'idiozome y est inexactement représentée. Et si je compare ces figures à celles que j'ai données pour le même objet, je ne puis m'empêcher de conclure que mes observations ont été faites, non seulement dans de meilleures conditions, mais encore avec beaucoup plus de soin que celles de mon contradicteur. Aussi, à la remarque de van Mollé, qui ne voit dans mon opinion sur la nature de la manchette qu'une négation sans valeur, crois-je pouvoir répondre que cette négation est basée sur une étude beaucoup plus consciencieuse et beaucoup plus complète que celles que lui-

même a jamais faites sur la spermiogenèse des Mammifères, et qu'elle mérite par conséquent d'être prise en considération. Encore une fois, l'erreur de van Mollé dépend en partie du mauvais état de son matériel: les hernies nucléaires qu'il représente existent sans doute dans ses coupes, mais ne se trouvent jamais dans de bonnes préparations, telles que celles que j'ai eues à ma disposition pour faire mon travail. Quant à la manchette, je maintiens qu'elle est formée, comme je l'ai figurée après Lenhossék, par une mince membrane, qui se présente à la coupe comme un trait unique et non double, ainsi que le décrit van Mollé: les figures 20 à 24 de cet auteur montrent qu'il n'a, pas plus chez le rat que chez le cobaye, vu les premiers stades de la formation de la manchette, et qu'il considère comme tels des figures de déformation du noyau[1]).

En résumé, mes propres observations sur l'origine et la nature de la manchette sont en contradiction formelle avec celles de van Mollé. Je rappelerai en terminant ce paragraphe, que mon opinion est aussi celle de Lenhossék, de Meves, de Niessing, de Benda, de von Korff, de Branca, de Leplat, etc.

2. La manchette intervient dans la constitution de la pièce intermédiaire du spermatozoïde. Van Mollé admet que le feuillet interne de la manchette s'insère sur l'anneau et se dévagine, lorsque celui-ci entre en migration, pour s'appliquer sur le filament axile. Il aurait pu faire cette observation, non seulement chez l'écureuil, mais encore chez d'autres Mammifères, et notamment chez la taupe, et il renvoie pour cette dernière espèce à sa figure 8 (v. p. 440); comme cette figure représente «un centriole en forme d'équerre au pôle du fuseau», on me pardonnera de ne pouvoir lui attribuer aucune valeur démonstrative. Je cherche d'ailleurs vainement dans les autres figures de van Mollé la preuve de son assertion.

En admettant du reste que la manchette soit constituée comme le pense van Mollé, et que son feuillet interne s'insère sur l'anneau, l'hy-

---

[1]) Van Mollé a retrouvé la différence de colorabilité entre l'hémisphère antérieur et l'hémisphère postérieur du noyau de la spermatide du Rat, au début de la seconde période, différence que j'ai décrite en 1908, et paraît tenté d'admettre, si je comprends bien sa description (pages 431—432), que la moindre colorabilité de la partie postérieure résulte d'une différenciation spéciale en rapport avec la formation de la manchette. J'ai montré qu'en réalité, la colorabilité de l'hémisphère postérieur ne change pas: c'est l'hémisphère antérieur qui devient plus colorable, et non pas à cause de modifications nucléaires, mais par suite de l'application intime à ce niveau de la coiffe céphalique.

pothèse de la dévagination de ce feuillet interne se heurte à une première difficulté que j'ai déjà signalée en 1908: après dévagination, la manchette doit être deux fois plus longue qu'avant, ce qui se concilie difficilement avec la faible longueur de la pièce intermédiaire. et partant, du corps protoplasmique, de la spermatide de certains Mammifères, comme le cobaye. Chez cette espèce d'ailleurs, la dévagination est une impossibilité, car la manchette est parfois à peine moins longue que la pièce intermédiaire. L'hypothèse de van Mollé est de plus encore une fois en contradiction avec celle de nombreux auteurs (Meves, von Korff, Benda, etc.) qui rejettent le rôle de la manchette dans la constitution de la pièce intermédiaire du spermatozoïde. Son inexactitude est enfin formellement démontrée: 1. par l'observation d'espèces, comme le rat ou le cobaye, chez lesquelles la manchette a complètement disparu avant que l'anneau n'entre en migration; si, dans ces conditions, l'accolement de la manchette au filament axile se produit, ce n'est certes pas par dévagination, comme le prétend van Mollé; d'autre part. la manchette une fois accolée au filament axile, comment la migration de l'anneau pourrait-elle se produire? 2. par la démonstration, chez le cobaye, des produits de dégénérescence de la manchette. sous forme de filaments, découverts par Meves et que j'ai retrouvés. Remarquons que van Mollé se garde bien de mentionner cette observation de Meves, qui constitue contre sa théorie une objection irréfutable.

Signalons encore. avant d'en finir avec la manchette, la contradiction suivante. C'est en se dévaginant par suite de la migration de l'anneau que la manchette s'appliquerait sur le filament axile: la formation de la gaîne mitochondriale est donc postérieure à l'intervention de la manchette dans la constitution de la pièce intermédiaire; cette gaîne doit donc se trouver en dehors par rapport à la gaîne formée par la manchette. Or. à propos du sort final de cet organe, van Mollé s'exprime ainsi: «Plus tard, cette gaîne membraneuse appliquée entièrement sur la pièce intermédiaire ne s'en distinguera plus, si ce n'est dans des cas accidentels, fig. 7, lorsqu'une brisure de la pièce intermédiaire ne laissera plus que cette gaîne comme connexion entre les deux parties violemment séparées (p. 440).» Mais la gaîne en question, représentée figure 7, est placée en dehors de la gaîne mitochondriale: il ne peut donc s'agir là d'un résidu de la manchette; cette gaîne est tout simplement la gaîne cytoplasmique de la pièce intermédiaire.

3. La spermatide des Mammifères ne renferme qu'un centriole unique, «qui a fondamentalement la forme d'une équerre».

Pour faire apprécier à sa juste valeur cette conclusion du travail de

van Mollé, il me suffira d'une part, de rappeler les observations de Meves, de Broman, de Benda, de von Korff, de Lenhossék, de Schoenfeld, de moi-même et de toute une série d'autres auteurs encore, observations qui ont porté sur un grand nombre d'espèces et concluent toutes en faveur de l'existence, dans la spermatide des Mammifères, de deux centrioles bien distincts, de forme granuleuse; de voir d'autre part, sur quels faits van Mollé s'appuie pour contredire ces observations et comment il les critique.

Les figures qui accompagnent le travail de van Mollé représentent des stades de la spermiogenèse de la taupe, du cobaye et du rat. Je ferai tout d'abord remarquer que toutes ses figures représentent des stades beaucoup trop avancés (depuis le début de la seconde période) pour être démonstratives. De plus, parmi les 9 figures consacrées à la spermiogenèse de la taupe, certaines ne montrent pas de centrioles, et dans les autres, ces éléments n'apparaissent qu'à l'état de vagues traces, sans aucune netteté. Il en est de même dans les figures 13 à 16 du cobaye, qui démontrent clairement la faiblesse des observations de van Mollé sur ce point (cf. ces figures avec celles de Meves et les miennes); quant aux figures 11 et 12, on n'y voit pas traces de centrioles, pas plus que dans la figure 10, dans laquelle, avec la meilleure volonté du monde, je ne parviens pas à trouver« le centriole en forme d'équerre à côté du corps chromatoïde», annoncé dans l'explication des figures. A ce stade, les centrioles se trouveraient d'ailleurs au pôle opposé. Enfin, chez le rat (figs. 17 à 24), aucune des figures de van Mollé ne montre des centrioles.

C'est, on le voit, un bien maigre bagage de faits que van Mollé oppose à toutes les observations contraires à la thèse qu'il défend; je conclus pour ma part de l'examen de ses figures, que cet auteur n'a rien ou presque rien vu de l'appareil centriolaire de la spermatide des Mammifères. Mais n'importe: comment van Mollé concilie-t-il son opinion avec celle de ses devanciers? Je m'attendais, je l'avoue, à voir van Mollé nous expliquer pourquoi tous les auteurs qui ont fait de la spermiogenèse avant lui se sont trompés, et à trouver dans son travail une discussion complète des observations antérieures, et notamment de celles de Meves, qui, comme lui, a étudié le cobaye. Il n'en est malheureusement rien. Après s'être borné à citer Meves, Lenhossék, von Korff et Schoenfeld, citations qui, pour être sommaires, n'en sont pas moins totalement inexactes[1]), van Mollé s'en prend à mes observations et de la façon sui-

[1]) C'est ainsi que l'on peut lire, à la page 435 du travail de van Mollé, que «von Korff non plus, dans le *Phalangista vulpina*, ne parvient pas à voir quelque

vante. Il s'efforce tout d'abord de faire croire «que le Rat n'est nullement un objet favorable pour l'étude d'éléments si petits que les centrioles (p. 435)», et pense que «dans le Rat, cet élément (l'équerre) est bien trop petit, pour que cet objet puisse apporter quelque éclaircissement à la question (p. 436)». Ceci ne prouve qu'une chose, que nous savions déjà par ses figures: c'est que van Mollé n'a pas vu les centrioles de la spermatide du rat. Quant à savoir si cet objet est favorable pour l'étude de ces éléments, van Mollé me permettra de lui rappeler que j'en ai donné l'évolution complète, et que cette étude est par conséquent possible: que lui-même soit incapable de la faire sur son mauvais matériel, c'est ce qui ne m'étonne nullement. Mais ce qui est plus extraordinaire, c'est que van Mollé croie pouvoir écrire: «Nous trouvons enfin dans Duesberg lui-même la confirmation de la présence d'un centriole unique dans la spermatide» (p. 437). Dans tout mon travail, il est question de deux centrioles, le proximal, qui s'incruste dans le noyau de la spermatide, et le distal, qui se fragmente en deux parties, dont l'une est l'anneau. La phrase rapportée par van Mollé se rapporte au spermatozoïde adulte, chez lequel j'ai admis l'existence d'un moyen d'union entre le centriole proximal et le fragment antérieur du centriole distal (et non pas entre ces éléments et l'anneau, comme van Mollé me le fait dire)[1]; mais ce sont là des connexions secondaires, comme celles qui s'établissent chez le cobaye par l'intermédiaire de filaments. Ma description et mes figures ne peuvent laisser aucun doute sur ce point: si van Mollé les ignore, faut-il donc en conclure qu'il critique mon travail sans même l'avoir lu[2]?

transformation de ces granules»; ce qui veut probablement dire que von Korff n'aurait pas trouvé de modifications des centrioles chez *Phalangista*. Je conclus de là, pour ma part, que van Mollé n'a même pas jeté un coup d'œil sur les figures qui accompagnent le travail de von Korff. Quant aux opinions de Meves et de Schoenfeld sur les modifications des centrioles, respectivement chez le cobaye et le taureau, elles sont également rapportées d'une manière inexacte.

[1]) J'ai écrit textuellement, p. 62, 1908 (description du spermatozoïde adulte du rat): «Ces éléments (le centriole proximal et le fragment antérieur du centriole distal) ne sont pas chez le rat réunis par des filaments, comme chez le cobaye par exemple, mais par une substance transparente, par l'intermédiaire de laquelle la queue s'articule avec la tête».

[2]) La même conclusion s'impose à propos de la phrase de van Mollé (p. 436—437), dans laquelle il m'attribue l'opinion suivante: j'aurais dit que ses préparations ne sont pas suffisamment différenciées pour les centrioles et sont trop fortement différenciées pour l'appareil mitochondrial. Or, j'ai parlé à propos de l'équerre de van Mollé, d'une «différenciation insuffisante» ou d'une «coloration insuffisamment élective» des centrioles (p. 79), dans les préparations de van Mollé, mais je ne dis

La lecture du paragraphe sur «l'éloignement de l'anneau» (pages 440 à 441) m'a également édifié sur la fidélité des citations de VAN MOLLÉ, et notamment la phrase suivante: «Enfin, il n'est pas compréhensible comment DUESBERG, qui admet chez le Rat aussi que les diverses parties des centrioles sont soudées, — donc aussi l'anneau, qui est une de ces parties — comment maintenant il oublie cette soudure et comment, au lieu d'admettre l'étirement de la substance soudante, il recourt tout-à-coup à l'hypothèse de deux filaments qui surgissent on ne sait d'où, et qui serviraient à soutenir l'anneau (p. 441)». Encore une fois, où ai-je parlé d'une substance soudant les deux fragments du centriole distal? Quels sont ces filaments dont VAN MOLLÉ m'attribue la paternité, et «qui serviraient à soutenir l'anneau»? Tout ce paragraphe est un véritable roman.

Il me paraît inutile de pousser plus loin la discussion des conclusions de VAN MOLLÉ. Les lignes qui précèdent suffisent pour montrer que ces conclusions manquent de tout fondement, et pour éclairer le lecteur sur la valeur de leur auteur, tant comme observateur que comme critique.

P. S. Répondant à l'invitation de VAN MOLLÉ, je viens de me rendre à Anvers, au 14e Congrès flamand de Sciences naturelles, pour y assister à une démonstration sur la manchette du spermatozoïde des Mammifères. J'y ai vu ses préparations de testicule d'écureuil, de taupe et de cobaye, et j'ai pu constater de visu qu'elles sont tout-à-fait insuffisantes pour une étude histologique fine, comme la spermiogenèse. C'est ainsi, et j'en ai fait la remarque à l'auteur, que j'ai vainement cherché dans les préparations de cobaye de VAN MOLLÉ, les centrioles et les modifications caractéristiques de l'idiozome, aux premiers stades de la spermiogenèse; à partir de la seconde période, j'y ai vu les centrioles au contact du noyau, sous forme d'une masse unique, imprécise, manifestement mal conservée et mal différenciée (ce qui justifie pleinement mon opinion de 1908): il faut bien reconnaître aux dessins de VAN MOLLÉ un réel mérite, celui de rendre assez fidèlement sous ce rapport l'aspect des préparations. Mais ce que je n'ai pas pu voir, et ce que VAN MOLLÉ n'a pu me montrer, ni chez l'écu-

---

nulle part, dans mon travail, que ses préparations soient trop fortement différenciées pour les mitochondries. Si VAN MOLLÉ n'a pas vu ces éléments, la faute en est du reste beaucoup moins aux colorants qu'aux liquides fixateurs qu'il a employés.

renil, ni chez le cobaye, ni chez la taupe, ce sont: la hernie nucléaire qui forme la manchette, le double contour de celle-ci, (partout dans ces préparations, la manchette était limitée par un trait unique) son rôle et celui du corps bâtonoïde dans l'édification de la pièce intermédiaire du spermatozoïde. van Mollé n'a pu fournir une seule image tendant à démontrer l'exactitude des faits qu'il avance[1]): dans ces conditions, la cause me paraît entendue. Van Mollé s'est efforcé d'attribuer l'échec de sa démonstration au manque de lumière artificielle et à l'oubli de son objectif habituel. Je répondrai à celà 1) qu'il est réellement extraordinaire qu'après m'avoir convoqué à une démonstration, van Mollé n'ait pas mieux veillé à ce que cette démonstration fût réellement démonstrative; 2) que des détails aussi nets que le double contour de la manchette, tel qu'il le représente par exemple dans sa figure 16 pour le cobaye, eussent été parfaitement visibles dans les conditions suffisamment favorables où nous nous trouvions (la démonstration avait lieu par une belle journée, à 3 heures de l'après -midi, dans un local bien éclairé; le microscope était un Reichert, muni d'une lentille à immersion homogène 1/12, du même fabricant, et d'un oculaire 4).

Index Bibliographique.

Ancel, P. 1903. Histogenèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia. Archives de Biologie. T. XIX.

Arnold, G. 1908. The nucleolus and microchromosomes in the Spermatogenesis of Hyrophilus piceus. Archiv f. Zellforschung. Bd. II.

von Baehr, W. B. 1909. Die Oogenese bei einigen viviparen Aphiden und die Spermatogenese von Aphis saliceti, mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Archiv für Zellforschung. Bd. III.

Baumgartner, W. J. 1902. Spermatid transformations in Gryllus assimilis, with special Reference to the Nebenkern. Kansas University Science Bulletin. I.

Benda, C. 1897. Neuere Mitteilungen über die Histiogenese des Säugetierspermatozoon. Verhandl. der phys. Gesellsch. Berlin.

—— 1898. Über die Spermatogenese der Vertebraten und höherer Evertebraten. II. Die Histiogenese der Spermien. Ebenda.

—— 1899. Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Ebenda.

—— 1900. Weitere Beobachtungen über die Mitochondria und ihr Verhältnis zu Sekretgranulationen, nebst kritischen Bemerkungen. Ebenda.

[1]) Il me paraît donc probable qu'en réalité, et contrairement à ce que j'écrivais plus haut, avant d'avoir vu ses préparations, les hernies nucléaires que décrit van Mollé existent moins dans celles-ci que dans son imagination.

Benda, C., 1903. Die Mitochondria. Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgeschichte. Bd. XII.

Bilék, F. 1909. Über die fibrillären Strukturen in den Muskel- und Darmzellen der Ascariden. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XCIII.

Bonnevie, K. 1904. Zur Kenntnis des Spermiogenese bei den Gastropoden (Enteroxenos östergreni). Biol. Centralblatt. Bd. XXIV.

Bouin, P. 1905. Ergastoplasme, Pseudochromosomes et Mitochondria. A propos des formations ergastoplasmiques des cellules séminales chez Scolopendra cingulata. Archives de Zoologie expérimentale. 4e s. T. III.

Broman, I. 1901. Bidrag till Kännedomen om Batrachiespermiernas bygnad. Lund[1]).

—— 1907. Über Bau und Entwicklung der Spermien von Rana fusca. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. LXX.

Brown, H. 1885. On the Spermatogenesis in the Rat. Quart. Journ. of Micr. Science. New Series. Vol. XXV.

von Brunn, A. 1884. Beiträge zur Kenntnis der Samenkörper und ihrer Entwicklung bei Säugetieren und Vögeln. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXIII.

Buchner, P. 1909. Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion. Archiv für Zellforschung. Bd. III.

Davis H. S. 1908. Spermatogenesis in Acrididae and Locustidae. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard. Vol. LIII.

Depdolla, Ph. 1905. Untersuchungen über die Spermatogenesis von Lumbricus terrestris. Zoologischer Anzeiger. Bd. XXVIII.

—— 1906. Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese beim Regenwurm (Lumbricus terrestris, L.). Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LXXXI.

Dingler, M. 1910. Über die Spermatogenese des Dicrocoelium lanceatum Stil. et Hass. (Distomum lanceolatum). Archiv für Zellforschung. Bd. IV.

Doncaster, L. 1906. Spermatogenesis in the Hive-Bee. Anat. Anzeiger. Bd. XXIX.

Duesberg, J. 1907. Der Mitochondrial-Apparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LXXI.

—— 1908. I. Sur l'existence de mitochondries dans l'œuf et l'embryon d'Apis mellifica. Anat. Anzeiger. Bd. XXXII.

—— 1908, 2. La Spermiogenèse chez le Rat. Archiv für Zellforschung. Bd. II.

—— 1908, 3. La Spermatogenèse chez le Rat. Dissertation inaugurale. Leipzig.

—— 1909. Note complémentaire sur la spermatogenèse du Rat. Archiv für Zellforschung. Bd. III.

—— 1910, 1. Sur la continuité des éléments mitochondriaux des cellules sexuelles et des chondriosomes des cellules embryonnaires. Anat. Anzeiger. Bd. XXXV.

—— 1910, 2. Les chondriosomes des cellules embryonnaires du Poulet et leur rôle dans la genèse des myofibrilles, avec quelques observations sur le développement des fibres musculaires striées. Archiv für Zellforschung. Bd. IV.

Fauré-Frémiet, M. E. 1910. La continuité des mitochondries à travers des générations cellulaires et le rôle de ces éléments. Anat. Anzeiger. Bd. XXXVI.

Gérard, P. 1909. Recherches sur la Spermatogenèse chez Stenobothrus biguttulus. Archives de Biologie. T. XXIV.

[1]) Cité d'après Meves (1901).

Giglio-Tos, E. et Granata, L. 1908. I mitocondri nelle cellule seminali maschili di Pamphagus marmoratus (Burm.). Biologica. T. II.

Goldschmidt, R. 1904. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. (Histologische Untersuchungen an Nematoden. 2.) Zool. Jahrbücher. Abt. für Anat. und Ont. Bd. XXI.

—— 1909. Das Skelet der Muskelzelle von Ascaris, nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat der Metazoenzelle. Archiv für Zellforschung. Bd. IV.

Goldschmidt, R. et Popoff, M. 1907. Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Archiv für Protistenkunde. Bd. VIII.

Grégoire, V. 1908. Les phénomènes de l'étape synaptique représentent-ils une caryocinèse avortée? La Cellule. T. XXV.

Gross, J., 1907. Die Spermatogenese von Pyrrhocoris apterus. Zool. Jahrb. Abt. für Anat. und Ont. Bd. XXIII.

Henking, H., 1891. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. 2. Über Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei Pyrrhocoris apterus L. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LI.

Henneguy, L. F. 1904. Les Insectes. Paris.

Hertwig, O. 1906. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena.

Holmgren, N. 1902. Über den Bau der Hoden und die Spermatogenese von Silpha carinata. Anat. Anzeiger. Bd. XXII.

Hoven, H. 1910. Sur l'histogenèse du système nerveux périphérique et sur le rôle des chondriosomes dans la neurofibrillation. Archives de Biologie. T. XXV.

Jörgensen, M. 1910. Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen (Syconen). Archiv für Zellforschung. Bd. IV.

Koltzoff, N. K. 1906. Studien über die Gestalt der Zelle. I. Untersuchungen über die Spermien der Decapoden, als Einleitung in das Problem der Zellengestalt. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LXVII.

—— 1908. Studien über die Gestalt der Zelle. II. Untersuchungen über das Kopfskelet des tierischen Spermiums. Archiv für Zellforschung. Bd. II.

von Korff, K. 1899. Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LIV.

Lams, H. 1908. Les divisions des spermatocytes chez la Fourmi (Camponotus herculeanus L.). Archiv für Zellforschung. Bd. I.

Leplat, G. 1910. La spermiogenèse chez le Chat. Archives de Biologie. T. XXV.

Mayer, A. 1908. Zur Kenntnis der Samenbildung bei Ascaris megalocephala. Zool. Jahrb. Abt. für Anat. und Ont. Bd. XXV.

Meves, F. 1899. Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LIV.

—— 1900. Über den von la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LVI.

—— 1901. Struktur und Histogenese der Spermien. Ergebnisse der Anat. und Entwicklung. Bd. XI.

—— 1903. Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung, nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LXI.

Meves, F. 1907, 1. Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LXX.

—— 1907, 2. Über Mitochondrien, bzw. Chondrioconten, in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anzeiger. Bd. XXXI.

—— 1908. Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LXXII.

—— 1910, 1. Über Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes, sowie über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen, insbesondere derjenigen der Sehne. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LXXV.

—— 1910, 2. Über Aussaat männlicher Mitochondrien im Ei bei der Befruchtung. Anat. Anzeiger. Bd. XXXVI.

Meves, F. und Duesberg, J. 1908. Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse (Vespa crabro L.). Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LXXI.

Montgomery jr., Th. H. 1910. On the Dimegalous Sperm and Chromosomal Variation of Euschistus, with Reference to Chromosomal Continuity. Archiv für Zellforschung. Bd. V.

Moore J. E. S. et Walker, C. E. 1906. The Maiotic Process in Mammalia. Liverpool Institute for Cancer Research.

Moreaux, R. 1909. Note sur la spermiogenèse du Macaque. C. R. de la Soc. Biol. T. LXVII.

Moroff, Th. 1909, 1. Oogenetische Studien. I. Copepoden. Archiv f. Zellforschung. Bd. II.

—— 1909, 2. Die physiologische Bedeutung des Kernes bei der Entstehung der Muskeln. Centralbl. f. Physiologie. Bd. XXII.

Morse, M. 1909. The nuclear components of the sex-cells of four species of cockroaches. Archiv für Zellforschung. Bd. III.

Nordenskiöld, E. 1909. Zur Spermatogenese von Ixodes reduvius. Zool. Anz. Bd. XXXIV.

Oettinger, R. 1909. Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Myriopoden. Samenreifung und Samenbildung bei Pachyiulus varius Fabr. Archiv für Zellforschung. Bd. III.

Otte, H. 1907. Samenreifung und Samenbildung bei Locusta viridissima. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. und Ont. Bd. XXIV.

Pantel, J. et de Sinéty, R. 1906. Les cellules de la lignée mâle chez le Notonecta glauca L. La Cellule. T. XXIII.

Popoff, M. 1907. Eibildung von Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Mit Anhang: Zu der Frage nach dem Spermatozoendimorphismus bei Paludina vivipara. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. LXX.

Prenant, A. 1910. Les mitochondries et l'ergastoplasme. Journal de l'Anat. et de la Phys. 1910.

Prowazek, S. 1902, 1. Spermatologische Studien. I. Spermatogenese der Weinbergschnecke (Helix pomatia). Arbeiten aus den zoolog. Instituten zu Wien und Triest. Bd. XIII.

—— 1902, 2. Spermatologische Studien. II. Spermatogenese des Nashornkäfers (Oryctes nasicornis). Ebenda.

—— 1902, 3. Ein Beitrag zur Krebsspermatogenese. Zeitschrift f. wiss. Zoologie. Bd. LXXI.

Regaud, C. 1908. Sur les mitochondries de l'épithélium séminal.
I. Les mitochondries du syncytium nourricier, leurs variations quantitatives et topographiques.
II. Les mitochondries des cellules de la lignée spermatique.
III. Technique, variations histochimiques.
IV. Faits et hypothèses relatifs à leur constitution. C.-R. de la Soc. de Biologie. T. LXV.

—— 1909, 1. Participation du chondriome à la formation des grains de ségrégation dans les cellules des tubes contournés du rein (chez les Ophidiens et les Amphibiens). C.-R. de la Soc. de Biologie. T. LXVI.

—— 1909, 2. Sur les mitochondries des fibres musculaires du cœur. C.-R. Acad. des Sciences de Paris.

—— 1910. Etude sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogenèse chez les Mammifères. Archives d'Anatomie microscopique. T. XI.

Regaud, C. et Favre. 1909, 1. Granulations interstitielles et mitochondries des fibres musculaires striées. C.-R. Acad. des Sc.

—— 1909, 2. Démonstration des mitochondries dans les fibres musculaires striées. Association des Anatomistes. Nancy.

Regaud C. et Mawas, J. 1909. Sur la structure du protoplasme (Ergastoplasme, Mitochondries, grains de ségrégation) dans les cellules séro-zymogènes des acini et dans les cellules des canaux excréteurs de quelques glandes salivaires des Mammifères. Association des Anatomistes. Nancy.

Retzius, G. 1904. Zur Kenntnis der Spermien der Evertebraten. Verhandl. der anat. Gesell. Jena.

—— 1909. Die Spermien der Säugetiere. Biologische Untersuch. Bd. XIV.

Schäfer, F. 1907. Die Spermatogenese von Dytiscus. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. und Ont. Bd. XXIII.

Schaxel, J. 1910. Die Morphologie des Eiwachstums und der Follikelbildungen bei den Ascidien. Ein Beitrag zur Frage der Chromidien bei den Metazoen. Archiv für Zellforschung. Bd. IV.

Schoonjans, H. 1909. Etude sur la phase d'accroissement des ovocytes chez «Ascaris megalocephala bivalens». Bull. de la Soc. Royale des Sciences méd. et nat. de Bruxelles.

Schreiner, A. et K. E. 1905. Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa L. Archives de Biologie. T. XXI.

—— 1908. Zur Spermienbildung der Myxinoiden. Archiv f. Zellforschung. Bd. I.

Scott, F. H. 1899. Structure, Microchemistry and Development of Nerve cells. Trans. Canadian Institute. 5.

Spitschakoff, Th. 1909. Spermien und Spermiohistogenese bei Cariden. Archiv f. Zellforschung. Bd. III.

Tretjakoff, D. 1905. Die Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. LXV.

von la Valette St. George. 1886. Spermatologische Beiträge. Zweite Mitt. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XXVII.

—— 1887. Zellteilung und Samenbildung bei Forficula auricularia. Festschrift für A. von Kölliker.

Vejdovsky, F. 1907. Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Königl. Böhm. Gesellschaft der Wiss. Prag.

Voinov, D. N. 1903. La spermatogenèse d'été chez le Cybister Roeselii. Archives de Zoologie exp. 3e s. T. I.

Wassilieff, A. 1907. Die Spermatogenese von Blatta germanica. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. LXX.

Weygandt, C. 1907. Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei Plagiostoma Girardi. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. LXXXVIII.

Wilke, G. 1907. Die Spermatogenese von Hydrometra lacustris L. Jenaische Zeitschrift. Bd. XLII.

von Winiwarter, H. 1900. Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères. Archives de Biologie. T. XVII.

Zweiger, H. 1907. Die Spermatogenese von Forficula auricularia L. Jenaische Zeitschrift. Bd. XLII.

Explication des figures.

Toutes les figures ont été exécutées au moyen de l'appareil à dessiner d'Abbe. Projection à la hauteur de la platine du microscope. Eclairage à la lumière artificielle (bec à incandescence).

Figures 1 à 12, 29 à 41 et 43: obj. apochr. Zeiss, 2 mm., oc. 18.

Figures 13 à 27 et 44 à 68: obj. apochr. Zeiss, 1 mm., 5, oc. 12.

Figure 42: obj. apochr. Zeiss, 2 mm, oc. 6.

Coloration: méthode de Benda.

Planche III.

Figures 1 à 12: *Blaps.*

Fig. 1. Spermatogonie primaire: stade de repos.

Fig. 2. Spermatogonie secondaire: stade de repos.

Fig. 3. Spermatogonie secondaire: plaque équatoriale vue du pôle.

Figs. 4 et 5. Deux stades de la période d'accroissement.

Fig. 6. Prophase de la première division de maturation.

Fig. 7. Métaphase de la première division de maturation, vue de profil.

Fig. 8. Anaphase de la première division de maturation.

Fig. 9. Téléophase de la première division de maturation.

Fig. 10. Jeune spermatide: vésicule idiozomique (?).

Fig. 11. Stade ultérieur: premières modifications du corps mitochondrial, filament axile.

Fig. 12. Stade plus avancé: le corps mitochondrial occupe maintenant le pôle postérieur de la spermatide et commence à s'allonger.

Figures 13 à 43: *Blatta germanica.*

Figures 13 à 15: période de multiplication.

Fig. 13. Spermatogonie au repos.

Fig. 14. Spermatogonie: prophase de la division.

Fig. 15. Spermatogonie: téléophase de la division.

Figures 16 à 24: période d'accroissement.

Fig. 16. Jeune spermatocyte de premier ordre.

Fig. 17. Stade plus avancé: les chondriosomes commencent à s'accumuler à un pôle du noyau.

Fig. 18. Noyau au stade réticulé: la polarité de la cellule est nettement déterminée par la position des chondriosomes.

Fig. 19. Début de l'orientation des travées chromatiques.

Figs. 20, 21 et 22. 3 stades montrant l'orientation des travées chromatiques et le sort variable du nucléole plastinien pendant cette phase de la période d'accroissement.

Fig. 23. Stade pachytène.

Fig. 24. Stade un peu plus avancé.

Figures 25 à 28: période de maturation.

Fig. 25. Prophase de la première division de maturation, vue du pôle mitochondrial.

Fig. 26. Métaphase de la première division de maturation: à gauche, chromosome accessoire (?).

Fig. 27. Jeune spermatocyte de second ordre.

Fig. 28. Métaphase de la seconde division de maturation.

Figures 29 à 43: spermiogenèse.

Fig. 29. Spermatide, quelque temps après la seconde division de maturation.

Fig. 30. Division du corps mitochondrial.

Figs. 31, 32 et 33. Allongement de la spermatide et du corps mitochondrial, dont la structure devient en même temps granuleuse.

Figs. 34, 35, 36 et 37. Stades ultérieurs de l'évolution du corps mitochondrial; passage de la structure granuleuse à la structure filamenteuse.

Fig. 37. Début de l'allongement de la tête.

Fig. 38. a) Spermatide à noyau lancéolé; gaîne mitochondriale filamenteuse.
b) Même stade: coupe transversale de la queue.

Fig. 39. a) Stade plus avancé.
b) Même stade: deux coupes transversales de la queue. La coupe supérieure passe au voisinage de la tête, l'autre dans la partie postérieure de la spermatide.

Figs. 40 et 41. Stades ultérieurs.

Fig. 42. Spermatozoïde adulte, examiné à un grossissement inférieur à celui des figures précédentes (oc. 6).

Fig. 43. La tête et une petite partie de la queue du spermatozoïde adulte, à un plus fort grossissement.

Planche IV.

Figures 44 à 46: *Triton cristatus.*

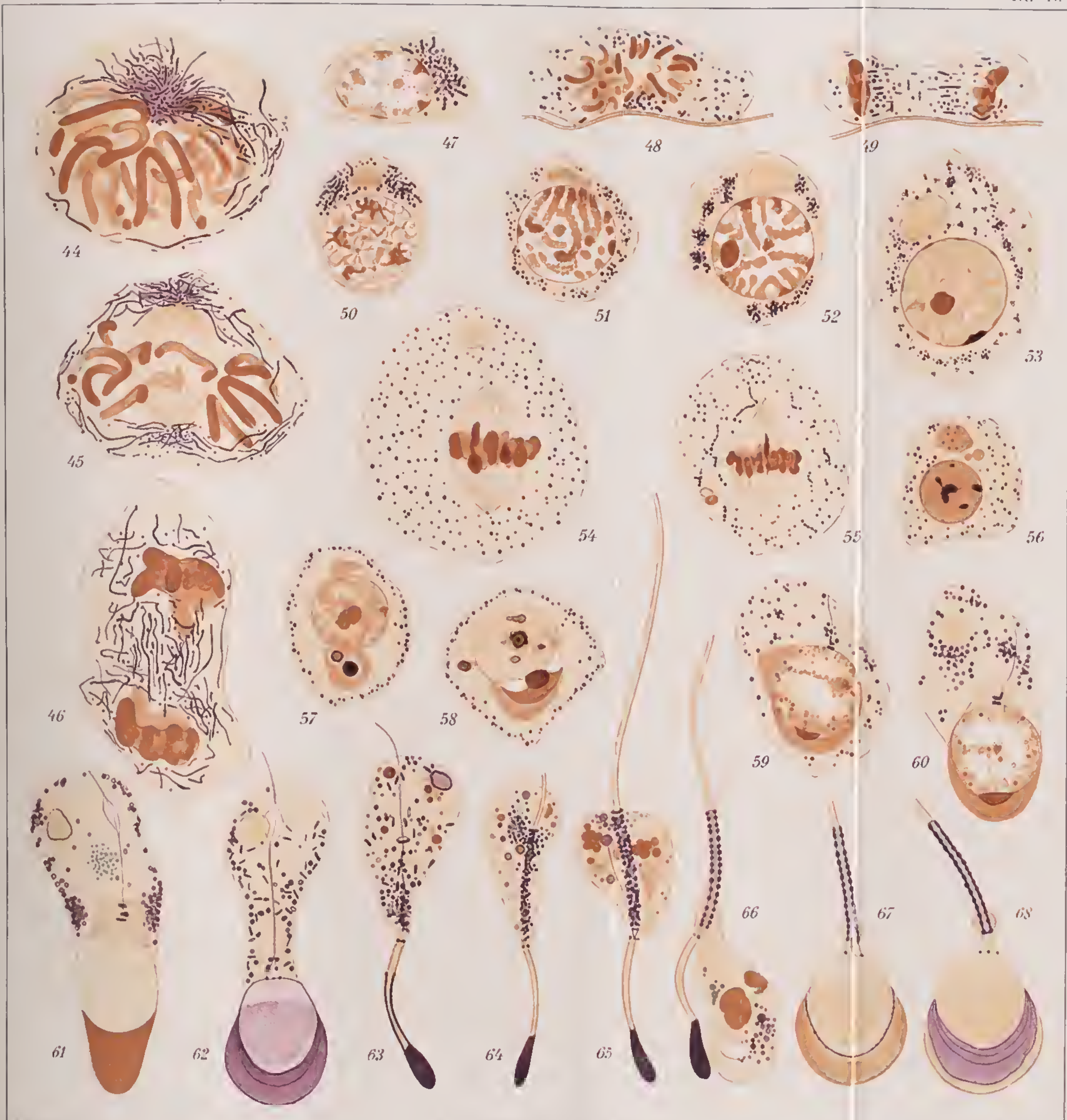
Fig. 44. Spermatogonie en division: prophase.

Fig. 45. Spermatogonie en division: métaphase.

Fig. 46. Spermatogonie en division: anaphase.



Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig
Werner u. Winter, Frankfurt a/M.


44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
66
67
68

Figures 47 à 68: *Cavia cobaya.*

Figures 47 à 49: période de multiplication.

Fig. 47. Spermatogonie à l'état de repos.

Fig. 48. Spermatogonie en division: plaque équatoriale vue du pôle.

Fig. 49. Spermatogonie en division: anaphase.

Figures 50 à 53: période d'accroissement.

Fig. 50. Stade leptotène avec «chromatin centres».

Fig. 51. Stade pachytène: dispersion des mitochondries dans tout le cytoplasme.

Figs. 52 et 53. Stades plus avancés.

Figures 54 et 55: période de maturation.

Fig. 54. Première division de maturation: en haut, l'idiozome en voie de dislocation.

Fig. 55. Seconde division de maturation: en bas et à gauche, le corps chromatoïde.

Figures 56 à 68: spermiogenèse.

Figures 56 à 59: première période.

Fig. 56. Jeune spermatide.

Figs. 57 et 58. Disposition périphérique des mitochondries et différenciation de l'idiozome.

Fig. 59. Les mitochondries ont repris leur position primitive et ont nettement augmenté de volume.

Figures 60 à 62: seconde période.

Fig. 60. Première ébauche de la manchette; augmentation de volume des mitochondries.

Fig. 61. Mitochondries, en partie vésiculeuses, disposées à la périphérie de la spermatide. Au centre, granulations graisseuses.

Fig. 62. Mitochondries en forme de bâtonnets.

Figures 63 à 68: troisième et quatrième périodes.

Fig. 63. Spermatide vue de profil. Début de la migration de l'anneau et de la disposition des mitochondries autour du filament axile. En brun, les «tingierbare Körner»; en haut et à droite, le reste de l'idiozome légèrement teinté de violet.

Fig. 64. Spermatide vue de profil. Stade ultérieur de la migration de l'anneau et de la formation de la gaîne mitochondriale.

Fig. 65. Spermatide vue de profil. Terme de la migration de l'anneau. Toutes les mitochondries sont groupées autour du filament axile. Dans le protoplasme, »tingierbare Körner« colorés en brun et en violet; à gauche, en brun, filament résiduel de la manchette (rendu beaucoup trop mince par le graveur).

Fig. 66. Spermatide vue de profil. La gaîne mitochondriale en coupe optique; élimination par étranglement du corps protoplasmique avec les »tingierbare Körner« et quelques fines gouttelettes de graisse.

Fig. 67. Spermatozoïde vu de face. La gaîne mitochondriale est vue en coupe optique; le corps protoplasmique a été élimnié.

Fig. 68. Spermatozoïde après l'expulsion dans la lumière du tube séminifère, vu de face. Stade terminal de la différenciation de la gaîne mitochondriale.

The Somatic Nuclei of Certain Cestodes.

By

R. T. Young

With plates V and VI.

In a recent paper, Young (1908), I have called attention to the probable de novo or spontaneous origin of nuclei and their physiological, rather than morphological character in *Taenia serrata* and its larva, *Cysticercus pisiformis.*

These conclusions are supported by a further study of several Cestodes, the results of which are presented in the following paper.

The species employed were: *Moniezia planissima*, *Thysanosoma actinoides*, *Taenia crassicollis*, *Taenia serrata*, *Anoplocephala* sp.[1]), *Crossobothrium laciniatum Rhynchobothrium bulbifer*, *Coenurus serialis*, *Tetrarhynchus crenacolle* and two unidentified larvae from *Evotomys gapperi galei* and *Cynoscion regalis*, thus including species from the Taeniidae, Phyllobothriidae and Rhynchobothriidae.

The following table gives the methods of fixation and staining of each species. For the sake of brevity I shall indicate the different fixatives employed by letters, and the stains by Roman numerals. The first column of the table gives the name of the species, the second column the method of fixation, and the third column the stain. The following are the fixatives employed: —

A) Equal parts of chloroform, glacial acetic acid and saturated alcoholic solution of mercuric chloride.

B) Flemming's strong chrom-aceto-osmic mixture.

C) Saturated solution of picric acid in 5% formalin.

D) Graf's chrom-oxalic acid.

---

[1]) This material was obtained from *Evotomys gapperi galei*, *Microtus pennsylvanicus modestus* and *Peromyscus* sp. Specific determinations are at present impossible.

E) Hermann's platin-aceto-osmic acid.

F) Saturated aqueous solution of mercuric chloride.

G) The same with 1% glacial acetic acid.

The following are the stains employed: —

I. Heidenhain's iron alum haematoxylin.

II. The same, counter-stained in an alcoholic solution of eosin.

III. The same, counter-stained in a 1% aqueous solution of wasserblau.

IV. Anilin safranin.

V. The same, counter-stained in a 1% aqueous solution of wasserblau.

VI. The same, counter-stained in a 2% solution of light green in 90% alcohol.

VII. 1% aqueous solution of thionin, counter-stained in an alcoholic solution of eosin.

VIII. Saturated aqueous solution of gentian violet, counter-stained in Gram's solution of iodine in potassium iodide.

IX. Ehrlich-Biondi triple stain.

X. 1% aqueous solution of acid fuchsin, counter-stained with a 1% aqueous solution of methyl green, acidulated with a trace of glacial acetic acid.

Moniezia planissima	D	II.
	D	III.
	D	V.
	D	VI.
	E	VI.
	F	VI.
	F	IX.
	F	X.
Thysanosoma actinoides	A	II.
	A	III.
	A	V.
	A	VI.
	A	VII.
	C	II.
	C	VI.
	C	VIII.
Taenia crassicollis	A	IV.
	A	VI.

Taenia crassicollis	B	II.
	B	III.
	B	IV.
	B	V.
	B	VI.
	B	VII.
Taenia serrata	B	II.
Anoplocephala sp.	B	I.
	B	III.
	B	V.
	B	VI.
	B	VIII.
Crossobothrium laciniatum	A	II.
	A	VI.
	A	VIII.
	B	II.
	B	III.
	B	IV.
	B	V.
	B	VI.
	B	VIII.
Rhynchobothrium bulbifer	A	IV.
	A	VI.
	A	VIII.
	B	II.
	B	VI.
	B	VIII.
Cysticercus sp.	B	I.
	B	VI.
	B	VIII.
Larva sp.	B	I.
Tetrarhynchus crenacolle	B	I.
	B	VI.
Coenurus serialis	G	II.

The photomicrographs accompanying this paper were taken on Cramer isochromatic plates, from haematoxylin stained slides thru a ray filter of potassium bichromate, the arc light being the illuminant used. The plates were developed in a metolquinol solution.

In order to test the chemical nature of different cellular elements I employed the ordinary micro-chemical tests of artificial digestion with pepsin and trypsin, and treatment with 1% and 50% hydrochloric acid, 1% potassium hydrate and 50% potassium cyanide, further reference to which tests will be made in the proper place[1]).

In most of my present material evidence of the de novo origin of nuclei is not as clear as I found it in *Cysticercus pisiformis.* I have, however, found some additional evidence of this process, suggesting it to be of widespread occurrence in Cestodes. I have also found additional evidence supporting a belief in the primarily physiological rather than morphological character of the nucleus. I shall not in the present paper consider other than incidentally the sex cells of Cestodes, reserving such consideration for a later paper, and confining my attention here to the somatic cells.

Taeniidae. Moniezia planissima.

(Figs. 1 and 2.)

In the sub-cuticula of this worm may be found scattered masses of granular protoplasm, which are similar to those which I have previously described in *Taenia serrata* and its larva. Some of these are several micra in diameter, while others are smaller, but 3 or 4 micra in diameter. Careful examination shows some of them to lack any evidence of nuclei. Moreover they do not communicate (except indirectly thru the cytoplasmic reticulum) with any nuclei-containing masses. A few of these masses, to which I have applied the term »cytogenic« in my previous paper, contain very small »nucleoli« or nuclear granules entirely isolated from any adjacent nuclei or nuclear matter; while in others still are very indefinitely outlined nuclear membranes, within which may, or may not be contained small, deeply staining granules. These too are isolated from other nuclei and there is no evidence of their origin from pre-existent ones. The granules are usually surrounded by a lighter area. In some cases practically the entire cytogenic mass forms a nucleus as a delicate nuclear membrane may be seen forming around it, outside of which but few if any cytoplasmic granules remain; while in others the entire mass is darkly stained, due, I believe, to the deposition of nuclear matter thruout.

[1]) These tests were employed on *Taenia crassicollis* only.

Scattered thru the granulo-fibrillar reticulum of the sub-cuticula are numerous small, irregularly shaped granules, which I consider nuclear matter arising de novo in the syncitium.

I have carefully compared my sections of this material, which was kindly furnished me by Dr. Child, with his descriptions and drawings of amitosis in *Moniezia* (Child 1904 and 1907 a, b, c, d), and I find many cases which probably represent this process. I have already, however, (l. c., p. 243) called attention to the expressed uncertainty of Child regarding the origin of the new »nucleoli« in amitosis. I have also (l. c., p. 236) pointed out the unfortunate character of this term as applied to the nuclei of *Taenia serrata* and its larva, and I hope to show later that these are not true »nucleoli«, but are rather the essential chromatic element of the nucleus. If now the new »nucleolus« does, as I believe, arise independently of the old, then the process of amitosis does not differ essentially from one of de novo formation, as I have previously shown (l. c., p. 237).

In the anlagen of the future genital ducts a rapid multiplication of nuclei is taking place. Here evidence as to their de novo origin is uncertain, owing to their closely packed condition. Such as it is, however, I believe it favors this theory, for there are present nuclei in varying stages of development, from those with definite »nucleoli«, and relatively definite membranes, to those with indefinite membranes and »nucleoli«, and finally to those which lack both of these, being merely masses of granules scattered thru the syncitium. But what evidence is there that these granular masses are developing nuclei? First, transitional stages exist between the fully formed nuclei and these masses, and secondly by analogy with *Taenia crassicollis* one must conclude that they are nucleo-albuminous in character, for in that worm microchemical tests show that similar masses are of this nature. The nuclei vary in shape as well as in definiteness of outline, some being spherical, others ovoid and still others irregular, while they vary more than 100% in size. They appear in some cases to arise as small granules in the reticulum to which are added others, the whole forming a densely staining mass of nuclear matter in which a typical nucleus is later developed. In other cases, one or more granules or »nucleoli« develop and surround themselves later with a membrane, or both may arise simultaneously.

There occur in this tissue some possible cases of (direct) nuclear division, and that this method of multiplication may play an important part in nuclear increase here I cannot deny. That it plays the sole, or even the chief part is, however, rendered improbable by the occurrence of the nuclear variations which I have just described.

Among more than 4300 nuclei examined[1]) in different regions where active growth was taking place, I have observed one clear case of a prophase and six other doubtful cases of mitosis. Five of these were in the developing genital ducts, regarding the other two my record is lacking.

There is present between the different cells in *Moniezia* the same difference in stain that occurs in *Taenia serrata* and its larva. The possible meaning of such differences has been discussed by me in my previous paper and will be considered further in my account of micro-chemical tests on *Taenia crassicollis*. It may be noted here, however, that these differences cannot be due merely to differences in size (the cells with the greater thickness appearing more densely stained), because I have observed two adjacent cells of approximately the same thickness (as shown by careful focussing), which presented a marked difference in staining density. In some cases the cell body is not uniformly stained thruout, but shows densely stained granular masses between which lie cytoplasmic areas, which are but lightly stained. That this appearance is due to shrinkage, and consequent unequal density in different parts of the same cell, is rendered improbable by the usually even distribution in these masses of the darker staining granules, while in the meshes of the reticulum upon which they lie the hyaloplasm shows no evidence of shrinkage but appears similar to that of the lighter stained cells[2]). That these differences in stain between different cells of the same tissue and between different parts of the same cell are due solely to differences in density of the cytoplasm is suggested by the fact that in those parts of a section where the tissue is evidently more compressed than in other parts the cells stain more densely. In these cases the differences in stain are probably due to differences in cytoplasmic density, but this explanation for most cases is rendered highly improbable by my micro-chemical tests on *Taenia crassicollis*, to be discussed later, and by my observations on *Taenia serrata* (p. 150)[3]).

The nuclear membrane, which is usually incomplete, is a modi-

---

[1]) This by no means represents the total number of nuclei examined. In order, however, to give some idea of the extent of my examination I have counted a number of nuclei in each species studied. The total number far exceeds these figures. The examination, moreover, includes many sections from several worms in most of the species studied.

[2]) In many instances there has probably been some shrinkage in the sub-cuticular cells, but I have carefully avoided such cells in this comparison.

[3]) See also YOUNG 1908: pp. 240—241, and pp. 148—150 of the present paper.

fication of the nuclear reticulum and bounds the lighter area which ordinarily surrounds the »nucleolus« or »nucleoli« and composes the major part of the nucleus. Sometimes there is no definite chromatin present but merely a lighter part of the general granular reticulum of the cell which is bounded by an indefinite membrane. Such nuclei represent probably developmental stages. Usually there is but a single chief »nucleolus« but occasionally there are two or three such, and in a few cases definite »nucleoli« are lacking, the nucleus consisting of a chromatic reticulum the outer part of which forms the membrane. Frequently also there are darkly staining granules lying on the membrane and suggesting a common origin for both as previously suggested by me (l. c., p. 239).

In material stained in methyl green and fuchsin the »nucleoli« stain blue, while the membranes and cytoplasm are typically pink. In those cases, however, in which the nucleus stains heavily in the green, the membrane takes a dark blue or purple cast. This evidence indicates the chromatic nature of the »nucleolus«, and the achromatic character of the nuclear membrane. It does not, however, show that these are fundamentally different, or that they may not have had a common origin, as I have suggested above. In the adult nucleus, however, the membrane and the »nucleoli« have apparently become differentiated chemically as well as physically from each other.

Thysanosoma actinoides.

(Figs. 3 and 4.)

Cytological conditions in this worm are similar to those described above in *Moniezia*. While large masses of cytogenic protoplasm are wanting there are many smaller masses of granular protoplasm scattered thru the parenchyma syncitium. In these occur granules unsurrounded by membranes which stain intensely in the chromatin stain, and are I believe small chromatin elements, the anlagen of future nuclei. In addition to solitary »nucleoli« without membranes nuclei are found consisting of one or more small »nucleoli« surrounded by very indistinct membranes. Careful focussing and examination of adjacent sections show that these »nucleoli« are not in close proximity to others. Absolute proof that they have not been given off by pre-existent nuclei and wandered into their definitive stations, there to enclose themselves in membranes and become adult nuclei, is, however, difficult to obtain. There is indeed in a few cases some evidence of fission or budding of

these »nucleoli«. This evidence is not positive, however, and the occurrence of evidently immature nuclei in protoplasmic masses, which are unconnected with other similar masses, save by the general parenchyma strands, argues strongly for their independent origin in these masses.

The anlagen of the genital ducts are a mass of closely packed nuclei embedded in a granulo-fibrillar protoplasm where very active nuclear multiplication is undoubtedly occurring. The nuclei are mostly very irregular in shape, vary as much as 100% in size, and present marked differences in density, form of chromatin content and presence or absence of nuclear membranes. Some nuclei are merely densely stained aggregations of chromatin, others show distinct »nucleoli« and nuclear membranes, others possess the latter, but not the former, while some masses of protoplasm show no evidence of nuclear structure whatever.

The determination of the method of nuclear increase in this tissue presents great difficulties. The marked variations in nuclear structure strongly suggest a de novo formation. On the other hand the occurrence of many possible cases of nuclear fission render it probable that this method may also play a considerable part.

Outside of the genital ducts I find occasional evidence of nuclear fission, but these cases are rare, and while I believe that such a method of nuclear increase occasionally occurs, I consider it the exception rather than the rule.

I have found no instances of mitosis in this worm in more than 3000 nuclei examined[1]).

Nuclear differences are found in this material similar to those described in *Moniezia*. In preparations stained with safranin and wasserblau these differences are particularly well shown. In some cases the nucleus stains uniformily (or approximately so) in the safranin, other nuclei have indefinite chromatic bodies, while in others still there is a definite »nucleolus« and nuclear membrane.

The latter is typically incomplete in *Thysanosoma* as in *Moniezia*. Careful focussing with high powers shows it to consist merely of heavily stained strands of protoplasm surrounding the nucleus, which do not, in many cases at least, form a continuous membrane, but leave many open spaces between each other even tho the membrane on ordinary inspection appears to be complete. Small masses of chromatin are often found in intimate union with the membrane and both doubtless

[1]) See footnote 1), p. 145.

arise similarly as I have already suggested in *Cysticercus pisiformis* (l. c., p. 239), becoming later differentiated from each other as indicated by the results of differential staining in *Moniezia*.

Taenia crassicollis.

(Figs. 5 and 6.)

In the anlagen of the sex ducts I find conditions similar to those already described. A densely packed mass of nuclei, which show some uncertain evidence of division, is here present. These are very irregular in size and shape and usually lack definite membranes and »nucleoli«. They appear as irregular masses of nuclear matter scattered heterogeneously thru the tissue. Numerous very small masses of darkly staining matter scattered among them are probably to be regarded as the anlagen of nuclei developing de novo. Some nuclei are granular in structure and not very densely stained, while others are densely stained and nearly, if not quite homogeneous thruout. If division of pre-existent nuclei were mainly accountable for the rapid nuclear increase in these regions, it is probable that more dividing nuclei would be found.

In this worm I find many examples of the difference in staining reaction between different cells. In some of the sub-cuticular cells for example there is a more or less definite nuclear membrane and a prominent »nucleolus«, which may contain a lighter area at the center, while adjoining cells show a mass of darkly staining granules. These differences are found in material stained in all the different stains employed. In order to determine whether they represent physiological differences between different cells or are merely due to differences in density, or in the action of the stain, in different cells, I employed the following microchemical tests with fresh material.

1. Staining teased preparations with methyl green. The stain here is diffuse and not selective. Both the densely granular cells and those with typical[1]) nuclei take the stain. In the nucleus both »nucleolus« and nuclear membrane are stained.

2. Treatment with 50% potassium cyanide for 24 hours and staining teased material with carmine, haematoxylin and methylen blue. In such preparations the results are inconclusive. Typical nuclei are not evident while the atypical ones appear to be discolored in part, having lost

[1]) Those nuclei possessing a definite »nucleolus« and membrane I shall call typical, those consisting of a densely stained mass of granules atypical.

all definite outlines and appearing as darker staining indefinite blotches in the tissue.

3. Treatment with 1% potassium hydrate for periods of 24, 40 and 60 hours respectively. After the 24 hour period, the material was teased and stained in haematoxylin, carmine, and methylen blue. Material after treatment for 40 and 60 hour periods was fixed in solutions A and G[1]) respectively, and later sectioned, and stained in VI. In this material nuclear outlines were either obliterated or rendered indistinct. Most of the staining matter in both typical and atypical nuclei was dissolved, only a few indistinct granules persisting. This dissolution was evidenced by the refusal of the cells to take the nuclear stain. The cell bodies themselves were not attacked. This renders it probable that the staining matter of the atypical nuclei is deposited in the cytoplasmic stroma, rather than being a direct modification of the latter.

4. Treatment with 1% hydrochloric acid. The methods employed were identical with those given under (3), but the results showed both typical and atypical nuclei unaltered, neither »nucleoli«, membranes or granular matter having been attacked.

5. Similar treatment with 50% hydrochloric acid[2]). The staining matter of both typical and atypical nuclei was partly or wholly dissolved.

6. Artificial digestion in a solution composed of one fifth gram of pepsin in 200 cc. of $^1/_4$% hydrochloric acid for the above mentioned periods, and subsequent treatment as above, except that 40 as well as 64 hour material was fixed in solution F. Neither typical or atypical nuclei were affected. In sections from material treated for 40 hours I find the general cytoplasm apparently digested, but the nuclei not attacked.

7. Artificial digestion in a solution composed of one gram of pancreatin in 200 cc. of a 1% sodium carbonate solution, and subsequent treatment as in (6), except that methyl green was substituted by mistake for light green in counter-staining the 40 hour material. After the 24 hour treatment the results were similar to those obtained with pepsin, but after 40 hours the nuclear matter was partly, and after 64 hours largely dissolved.

These results show conclusively, I believe, that the staining matter in the atypical nuclei is similar to the »nucleoli« of the typical nuclei,

---

[1]) See table of fixatives and stains, pp. 140—141.

[2]) After 68 hour treatment material was also teased and stained in methyl green. The results were similar to the others obtained by this method altho the stain had faded somewhat when examined.

and that both are nucleo-albuminous or chromatic in character. Coupled with my results above stated on the nuclei of *Moniezia*, they support my previous contention (l. c., p. 236) that the so-called »nucleoli« are not true nucleoli, but rather the chromatin of the nucleus.

A careful study of several nuclei convinces me that here also definite nuclear membranes are lacking.

An examination of over 3000 [1]) nuclei showed no mitotic figures with one possible doubtful exception.

Taenia serrata.

(Fig. 7.)

I wish here to add a few observations to those already given in my previous paper (l. c.) on this form. In the section shown I find distinctly differentiated regions of atypical cells in the sub-cuticula. In some places in the worm from which this section was cut these regions pass gradually into those where typical cells predominate, in other places the two are sharply marked off from each other. Scattered among the typical cells are many atypical ones and vice versa. If these differences were due to differences in contraction of different parts of the worm, one would expect to find evidence of such differences in the cuticula, muscles and parenchyma. But such does not occur. All parts of the tissue except the sub-cuticula are precisely similar. The only conclusion which I can draw from such evidence is that these staining differences are of physiological import.

Anoplocephala sp.

(Figs. 8, 9 and 10.)

I find here in the sub-cuticula and parenchyma varying stages of nuclear developement. There are numerous masses of granular cytoplasm which contain no evidence of nuclear structure. This I have determined by careful focussing, in those cases in which the mass is contained within the thickness of a single section. Rarely one fine's similar masses containing a primitive nuclear membrane, but without any chromatin content; some contain isolated »nucleoli«, while others again contain »nucleoli« surrounded by membranes of varying degrees of density, and others still an indefinite chromatic net-work with a distinct »nucle-

[1]) See footnote 1), p. 145.

olus«, several subsidiary »nucleoli« and a heavy nuclear membrane. These masses, which I consider unquestionably cytogenic in character, contain very rare indications of dividing nuclei. Moreover they are often isolated from one another, except for the general parenchyma strands wh.ch bind together all parts of the tissues of the worm. Occasionally nuclei are found unsurrounded by any definite cell body, while granules stained in the nuclear dye employed, and which are I believe »nucleoli«, the anlagen of future nuclei, may be found scattered thru both sub-cuticula and parenchyma. The significance of these facts will be taken up under General Considerations.

Here again is found the same difference in staining reaction of adjacent cells, both in those of the sub-cuticula and the parenchyma, as has been described for the forms already studied. Some of the cells stain lightly and have typical nuclei with distinct membranes and »nucleoli«; others have evident nuclei but the cytoplasm is filled with darkly stained granules, similar to the isolated »nucleoli« mentioned above, which give the whole cell a much darker appearance; while in others still no nuclear structure is apparent, the entire cell being a dense granular mass. Some of the densely stained cells, however, contain definite nuclei, as may be seen by close inspection, while others not more densely stained, evidently do not contain differentiated nuclei. In two cells of equal staining density thruout, one of which contains a nucleus, which is lacking in the other, an interpretation of such a difference based on differences in density or irregular action of the stain is a highly improbable one. In comparison with my results from micro-chemical tests on *Taenia crassicollis* I can only interpret these differences as being physiological in nature, the apparently non-nucleated densely staining cells, in reality containing diffuse nuclear matter thruout.

In the anlagen of the genital ducts of these worms I find very different conditions from those encountered in most of the forms studied. Here, instead of densely staining irregular masses of nuclear matter, with smaller nuclear granules scattered among the larger, there is a protoplasmic syncitium, in whose meshes are larger or smaller, denser or looser protoplasmic masses, in most of which are found »nucleoli«, which vary in size from those which are very minute to those measuring occasionally 1 micron in diameter. Usually these »nucleoli« do not measure over $^1/_2$ or $^1/_3$ micron, however. Some of these masses are surrounded by more or less distinct membranes, while in others there is no membrane evident. Occasionally, moreover, they lack any nuclear structure whatever, while in most there is beside the »nucleolus« and membrane no

definite nuclear reticulum but only a fibrillo-granular protoplasm. Conditions, moreover, vary in different parts of the duct fundament, and in different parts of the same worm. Where the fundament approaches the surface of the proglottid, but before reaching this, the »nucleolus« is scarcely discernible and the entire nucleus very faintly stained; while nearer the center of the proglottid, where the duct is older, both nucleus and »nucleolus« are more distinct[1]).

There are present here occasional mitotic figures whose abundance varies greatly in nearly adjoining regions. In one slide I found only 3 in more than a thousand nuclei counted, in another I found 6 or 8 in a few hundred.

In a total of 10 830[2]) nuclei counted I found one case of apparent direct division. It is moreover of interest to note that of 42 probable mitoses studied in not one was there any evidence of spindle or attraction sphere, and with six exceptions[3]) they were all prophases. It is evident here that direct division will not account for nuclear increase. How then can we explain it where mitoses are relatively infrequent? Are we to suppose that here there is a resting period in which nuclear increase is not actively taking place? I cannot deny that this is so, and yet it occurs in a region of apparently as active growth as that in which mitoses are common. An acceptance of mitosis as the sole method of increase in this tissue, moreover, will not explain the difference in size (and to some extent density) of different »nucleoli«. Furthermore it appears strange that if normal mitosis is occurring actively here, we find so few stages beyond the prophase, while the total absence of asters and spindles seems inexplicable. I believe rather that the prophases, which occur here in some places commonly, are to be regarded as remnants of a degenerating process, while the actual nuclear increase is taking place de novo.

An examination of several nuclei shows some in which a complete membrane is evidently lacking, but in others it appears to be complete.

We come now to a consideration of another family of Cestodes, the Phyllobothriidae, and as an example of this group we will take

Crossobothrium laciniatum.

(Figs. 11 and 12.)

In sections of this worm from the neck region I find a considerable massing of nuclei about the central part of the proglottid. In these nuclei

[1]) I refer here to the average duct, individual variations of course occur.

[2]) See footnote 1), p. 145.

[3]) One of these was a metaphase (mother star). I am uncertain as to the other five.

definite outlines are lacking. They consist rather of irregular masses of darkly staining granules, which are themselves irregular in shape, size and density, and which group themselves in a general way about a central, unstained area, which may or may not contain a central granule or »nucleolus«. No definite membrane is here present. The granules are frequently massed eccentrically to one or the other side of the nucleus, while occasionally they are scattered promiscuously thru it.

Evident de novo formation in cytogenic masses is difficult to find but a few probable cases have come to my notice. In one of these I find in a cytogenic mass in the parenchyma of the neck region of the worm an incomplete membrane surrounding a few fine granules. I have examined both adjacent sections and find no other nuclei from which this could in any probability have arisen.

In the developing genital ducts I find similar conditions to those described in other species. The anlage of the duct here consists of a syncitium of densely packed nuclei varying in shape, size, amount of chromatin content and presence or absence of nuclear membranes. These differences, while not conclusive evidence of de novo formation, point I believe in that direction.

In some cases in the sub-cuticula the cell bodies are not definitely outlined, the nuclei lying free in the fibrillar protoplasmic mass. In others, tho these are infrequent, the nuclei possess no definite »nucleoli«, but instead a reticulum with small indefinite scattered granules. Variations in staining density of different nuclei occur.

A careful examination of several nuclei shows an absence of any complete nuclear membrane. It is rather the peripheral part of the nuclear net-work containing numerous openings.

There is some evidence of the amitotic multiplication of nuclei in this worm, but I have found not a single case of mitosis tho I have examined 3300 nuclei[1]).

As an example of the Rhynchobothriidae I have chosen

Rhynchobothrium bulbifer.

(Fig. 13.)

In this material I find some evidence of nuclear multiplication by direct division of pre-existent nuclei, a few nuclei strongly suggesting this process.

In the developing genital duct of one worm I find a closely packed

[1]) See footnote 1), p. 145.

mass of nuclei, which lack definite nuclear membranes, but possess a typical chromatic net-work. Definite »nucleoli« are not evident. There is some evidence here of amitosis, but it is at best inconclusive. But on the other hand there is no clear evidence of de novo formation. Furthermore, I have not seen a single clear case of mitosis, and yet this is a growing region in which nuclear multiplication should be at a maximum. The relations are certainly very puzzling.

In the same region of another worm we have, I believe, evidence supporting a de novo theory, for here one finds a dense syncitium containing masses of cytoplasm in which nuclear matter if present is evidenced only by a few scattered granules; in others there may be a considerable amount of nuclear matter present but no definitely formed nucleus; in others still a definite nucleus with a nuclear reticulum is present. Scattered among these masses, which vary greatly in both shape and size, are numerous granules which appear similar to nuclear granules in respect to stain. These can only be accepted with great caution, however, on account of the number of food granules here present. Direct division of pre-existent nuclei may occur here, but the evidence of such is inconclusive.

The nuclear membranes in this worm also are incomplete, apparently being represented merely by a specialized part of the nuclear reticulum. This I have determined by a careful study of several nuclei.

While direct division of pre-existent nuclei appears to be somewhat more common in this worm, than in those thus far discussed, and while it may play a considerable role in nuclear multiplication, my evidence tends to show that de novo formation may also occur. The relative part played by each is uncertain as yet.

Mitosis I have not found in any of the 3000 nuclei examined[1]).

Thus far we have considered adult Cestodes. We shall now study briefly a few larval forms.

Cysticercus sp. (from Evotomys g. galei).

(Fig. 14.)

I do not find here any sufficient evidence of de novo formation of nuclei. I do find, however, some very interesting evidence bearing on the significance of those densely staining cells which I have interpreted as being composed of nuclear matter thruout. Both in the sub-cuticula and parenchyma the nuclei of this worm are densely stained and homo-

---

[1]) See footnote 1), p. 145.

geneous in character, and usually lack the granules which are typically present in the densely stained cells of adult Cestodes. They vary in size, shape and staining density. Surrounding these nuclei there may be a few delicate strands of protoplasm forming the cell body. Evidence of nuclear membranes, reticula or »nucleoli« is usually lacking[1]). Moreover the absence of nuclear structure is not due to density of stain, for in cells which are lighter stained these structures are still lacking. Furthermore mere differences in size (thickness), state of contraction of the tissue, or eccentric action of the stain, will not account for differences in staining density of different cells; because two closely adjacent cells may show a difference in staining density, and the same may be true of two cells of the same thickness as shown by careful measurement.

Scattered thru the sub-cuticula are numerous masses similar in staining character to the larger nuclei, but which are much smaller, varying also in size and shape. These differ apparently in no way save in size from the larger, more definite nuclei, and are I believe small, irregularly distributed masses of nuclear matter.

Here practically the entire cell is composed of nuclear matter elaborated under conditions probably nutritive and developmental, which are not as yet understood, as I have previously maintained for *Cysticercus pisiformis* (l. c., p. 241).

2000 nuclei examined[2]) showed no evidence of mitosis[3]).

Sp. (from Cynoscion regalis).

(Figs. 15 and 16.)

Conditions here are similar to those described for the preceding form. In many cases the entire cell body is densely stained, containing, as I believe, diffuse nuclear matter. In some, however, a few deeper staining granules may be seen and in a few cases a more or less definite nucleus. Nearly adjacent cells vary in density of stain. In one section I find a group of protoplasmic masses, presenting the following conditions. Two of them show an indefinite darkly-stained granular structure, and probably contain nuclear matter diffused thruout the cell body. In a third is a collection of definite granules, surrounding a peripheral ring

---

[1]) In some cases I find a slight suggestion of a membrane, and in one case a fairly definite membrane is present. I have also seen one case of a »nucleolus« in a subcuticular cell.

[2]) See footnote 1), p. 145.

[3]) The tissue, however, was probably not actively growing.

of which a developing membrane is very faintly suggested. The fourth mass contains a distinct »nucleolus« surrounded by a small light area and several very minute granules, while around the whole a developing membrane is very faintly outlined (Fig. 16). The fifth mass is small, homogeneous and darkly stained. It is doubtless nuclear in character but lacks membrane or definite outline. These, and similar nuclei in the same material, suggest not only a de novo formation of nuclei, but also a physiological modification of cells, whereby some of these become either impregnated thruout with nuclear material or converted bodily into such material[1]).

Among 1500 nuclei examined[2]) no mitoses were found[3]). Some cases were seen suggesting a possible amitosis of pre-existent nuclei. As to the relative parts played by the amitotic and de novo methods of nuclear increase in this worm, I cannot say.

Tetrarhynchus crenacolle.

(Fig. 17.)

While this material presents little evidence of de novo formation it shows well the difference in staining reaction between different cells which I have mentioned so frequently elsewhere. The cell bodies are irregular in shape tho usually spherical or ovoid, and vary in size as well as staining density. In some there is but a single small granule densely stained, while in others the entire cell body is so. Nuclei are therefore in no way distinguishable from the cytoplasm, save in staining density. The distribution of staining matter thru the cell is usually irregular, it being collected in masses of varying shape and size.

No evidence of mitosis[3]) was found here in an examination of 1000 nuclei[2]).

Coenurus serialis.

(Fig. 18.)

In the sub-cuticula I find a majority of the cells lacking any definite nuclear structure, while in others nuclei are more or less definitely outlined. In those cells which lack definite nuclei some stain dark blue

---

[1]) In view of the results of micro-chemical tests on *Taenia crassicollis* the former hypothesis is the more probable. See p. 148—151.

[2]) See footnote 1), p. 145.

[3]) See footnote 3), p. 155.

in the haematoxylin while others stain red in the eosin[1]). This staining difference is probably due to the greater or less amount of chromatic material in different cells. But this explanation will not apply to the difference between the more uniformly stained cells and those in which a fairly definite nucleus is differentiated. In the former I believe the nuclear matter is diffuse, and in the latter aggregated in more or less definite nuclei. Distributed thru the sub-cuticula are small darkly staining granules varying in size, which I believe represent developing nuclei. An examination of 2000 nuclei[2]) has failed to show any mitosis in this worm[3]).

General Considerations.

In my discussion of cytogenesis and nuclear significance in *Cysticercus pisiformis* (l. c., p. 233) I have called attention to the few recent writers who have suggested a de novo origin of nuclei[4]). Their results have not been accepted as yet and one of them (Henking) has retracted his original claims. While the great mass of observations on cell divisions both direct and indirect, all tend to establish the universality of the law »omnis cellula e cellula«, still the many biological »laws« which have been shattered in the past should lead us to be cautious about denying the possibility of exceptions to such of these laws as are still intact. It was formerly held by many cytologists that amitosis was an abnormal process occurring only in cells which were destined to destruction. He would indeed be rash who would maintain such a view today. With the degenerate group of Cestodes I believe that we must go a step further and admit at least the probability, if not the certainty, that here nuclei arise, not only by division of pre-existent nuclei, but also as a direct physiological modification of a non-nuclear cytogenic mass.

If we admit the evolution of living from non-living matter, it is surely most logical to conceive of the first organic being as one composed of undifferentiated protoplasm from which, in the course of evolution, a nucleated cell has arisen. Furthermore it seems logical to suppose that the primitive nucleus arose, not as a collection of biophors, pangens, plastidules, or other hypothetical units, for the purpose of transmitting the hereditary qualities of parent to offspring in an organism whose de-

[1]) See table of stains, p. 141.

[2]) See footnote 1), p 145.

[3]) See footnote 3), p. 155.

[4]) An author not mentioned in my previous paper is Drzewecki (1904) who has described the degeneration of the nucleus in *Monocystis* and its subsequent de novo regeneration. He has not however described nuclear multiplication by this method.

scendants arose by the direct division of the entire parent body; but rather as a collection of nutritive substance to serve as a reserve supply for the cell. There is little doubt that the nucleus does perform this function in the cell today, as is shown by those experiments in which cells have been divided into nucleate and non-nucleate parts, the former surviving the operation and the latter perishing. That, during the course of evolution, the nucleus should have also assumed the function of transmitting the hereditary properties of organisms is entirely possible, altho not proven as yet. In the Cestodes, however, in connection with their general degenerate character, it is by no means impossible that the nucleus should have lost any such function that it may have possessed in the ancestors of this group, retaining only its primitive character as a nutritive body for the supply of the cell. It is further possible in connection with such degeneracy that the nucleus should have returned to its primitive method of origin as a modification of undifferentiated protoplasm.

Certain cytological phenomena in Cestodes suggest that the mitotic process at least has degenerated in this group, even tho my view as to the de novo origin of nuclei be not admitted. These facts are the more common occurrence of mitoses in the development of the germ cells (Child 1907. a, b, c, d) in *Moniezia* than at other times. This suggests that we have in the earliest stages of development a recapitulation of processes existent in the ancestors of the group, which processes have practically disappeared in later stages. In *Taenia serrata*, as I have already noted (l. c., p. 245) and as I hope to show at greater length in a forthcoming paper, I have found abortive mitosis occurring commonly in gametogenesis. But, while I have here found numerous mitotic prophases, I have found comparatively few of the later stages in this process and I believe that they are disappearing in this worm[1]).

I believe further that we have proceeding before us today in Cestodes not only the degeneration of mitosis[2]) but also of any nuclear division whatever, the final result of such degeneration being the de novo origin of nuclei as described. I have found many probable instances of amitotic divisions of nuclei in several of the forms studied. In one of these, indeed, *Rhynchobothrium bulbifer*, this method of nuclear multi-

---

[1]) I make these statements with the reservation that my studies on the gametogenesis of *Taenia* are preliminary, not final, as yet.

[2]) A summary of nuclear counts made in this investigation and the corresponding number of mitoses observed shows the following result:

Total number of nuclei counted 33930.

Total number of mitoses observed 50 (7 of which were very doubtful cases).

plication apparently plays a considerable part. As I have previously noted in this paper[1]) it is very difficult to say whether these apparent cases are actually such or not, all depending ultimately on the origin of the new »nucleolus«, the essential part of the nucleus, whether by division or de novo. I consider it probable, however, that in many cases at least we have the occurrence of a true division process. In the majority of instances, however, this appears to have given way to de novo formation.

The evidence for this latter process is not as yet absolutely conclusive. Still this theory will satisfy, I believe, more nearly than any other, the requirements of the observed facts, which summarized are as follows:

1. The occurrence of masses of granular protoplasm lacking any evident nuclei.

2. The occurrence of isolated »nucleoli« of varying size from $^1/_4$ to 1 micron in diameter, which are usually found in the above mentioned masses of protoplasm but occasionally lie free in the parenchyma strands.

3. The occasional occurrence of nuclear membranes in these protoplasmic masses, containing no apparent nuclear matter.

4. The occurrence in the anlagen of the genital ducts of great variations in shape, size, nuclear content and membranes of the developing nuclei.

5. The comparative rarity of dividing nuclei in many regions of apparently active nuclear multiplication. If numerous nuclei in an actively growing tissue were arising by division of pre-existent nuclei, it is strange at least that more evidence of such division should not be found.

6. The marked variations in staining density between adjacent cells. That the densely stained cells are something more than mere aggregations of protoplasm is clearly shown, I believe, by my microchemical tests on *Taenia crassicollis*, in which the staining matter in these cells behaves as a nucleo-albumin in response to the reagents employed. That this material, however, does not, as I supposed in *Cysticercus pisiformis* (l. c., p. 242), make up the entire cell body, but is rather deposited in the latter, is indicated by the tests with 50% hydrochloric acid and 1% potassium hydrate, which brought out most clearly the distinction between cell body and deposited nuclear substance. It is probably significant that the densely stained cells are most numerous in the sub-cuticula where they can receive soonest absorbed nutriment

[1]) See p. 144.

from the digestive fluids of the host. It is to be noted, however, that they are by no means restricted to this region, and that in some cases, notably in *Cysticercus* sp., from *Evotomys g. galei*, most, if not all, of the cells in the body show this character. If these differences are, as I believe, primarily due to nutriment, then the densely stained cells are those which, by reason of abundant nutritiou, have been enabled to form an abundance of nucleo-albumin, which may perhaps in future be reconverted into food for the tissues of the worm[1]).

It is, perhaps, not too far a cry to assume that these facts may throw some light on the theory of intra-selection; for here we find, if my hypothesis be correct, two nearly adjoining cells, one of which has received more nutrition than the other, and is hence presumably better equipped for the »struggle of the parts« than its less fortunate neighbor.

These nuclear differences might be attributed to faulty fixation and staining, were it not for the fact of their so common occurrence in variously fixed and stained preparations from different species, in many of which preparations such structures as flame cells appear with admirable clearness, rendering this interpretation highly improbable.

That the developing »nucleoli« lying free in the cytogenic protoplasm or among the parenchyma strands may have been cast out by some pre-existent nuclei, has not been disproven. It is exceedingly difficult, however, to conceive of the migration of nuclear granules, and much more so to imagine the migration of nuclear membranes without granules, or of entire nuclei, along the slender parenchyma strands connecting cytogenic masses. It is possible, of course, that the latter have broken away from other nuclei-containing masses either after or before receiving nuclear components from them. This latter supposition would explain the case of those masses which are non-nucleated. But if this be so how are we to explain the undeveloped stage in which so many nuclei are found? During the separation of these masses it is difficult to understand why the daughter nuclei should remain in the condition in which they were cast off from their parent nuclei, undergoing for a considerable time no further development. Furthermore a process of division by which, in one case, a minute »nucleolus« was cast off from a parent nucleus, while in another case a part of the membrane only was budded off, would be an eccentric one to say the least. It may be argued, however,

[1]) A similar suggestion has been made by Drzewecki (1904) regarding nuclear conditions in *Monocystis*. He says (l. c, p. 111), »Das Auftreten dieser Gebilde möchte ich auf außergewöhnlich reichliche Aufnahme von Nährstoffen und daraus resultierende Zusammenballung der chromatinähnlichen Körnchen zurückführen«.

that these apparently immature nuclei are not actually so but are rather degenerate, having in one case, lost their chromatin content (represented by those in which the membrane alone is present), and in the other, having lost their membrane and most of the chromatin, a single small »nucleolus« alone persisting. It is very improbable, however, that in regions of actively growing tissue (such as is represented by those parts from which most of the sections under discussion were cut) any considerable number of nuclei should be undergoing degeneration.

That mitosis may degenerate has been suggested by Calkins (1901) in the case of the Infusoria, tho what evidence there is here that the process is retrogressing rather than progressing is not clear.

The existence of a definite and complete nuclear membrane, distinct from the nuclear reticulum is still an open question. My observations tend to show that in Cestodes a such membrane usually does not exist.

A full discussion of the bearing of these facts on the question of the part played by the nucleus in the transmission of hereditary qualities may be found in my paper (l. c., p. 242), and in those of Child (1904: p. 557 and 1907c: p. 293), and need not be repeated here. I wish to call attention, however, to the surmise of the latter (1907d: pp. 169—79, 1907e: pp. 289—93) that the type of cell division depends upon »the relation between the stimulus to growth and the intake of material« (l. c., p. 171), amitotic division tending to occur where the »nucleus is forced far from a condition of equilibrium« (l. c., p. 171) between the two above factors. With this hypothesis it is difficult to explain the conditions found in *Anoplocephala* sp., where in certain parts of the developing genital ducts mitotic prophases were common, while in other, not far distant regions, they were comparatively very rare. It is difficult to understand why that here in two nearly adjoining regions of the same tissue, and apparently under the same conditions, there should be in one case »equilibrium between intake of material and functional transformation« (l. c., p. 171) and in the other not. The more common occurrence of mitosis in the developing sex cells than in other tissues of Cestodes is I believe more readily explained by the suggestion which I have given above (pp. 158—159) than by Child's hypothesis.

It is to be hoped that further investigation will throw more light on the significance of the nucleus, and on its methods of multiplication in the Cestodes.

In conclusion I wish to thank Prof. Edwin Linton and the Zoological Laboratory of the U. S. Bureau of Animal Industry for their courtesy in the identification of material.

Literature.

CALKINS, G. N., 1901. The Protozoa, New York.
CHILD, C. M., 1904. On amitosis in Moniezia, in Anat. Anz., Vol. XXV, pp. 545—558.
—— 1907a. Studies on the relation between amitosis and mitosis, in Biol. Bull., Vol. XII, pp. 89—114.
—— 1907b. Ibid. Vol. XII. pp. 175—224.
—— 1907c. Ibid. Vol. XIII, pp. 138—160.
—— 1907d. Ibid. Vol. XIII, pp. 165—184.
—— 1907e. Amitosis as a factor in normal and regulatory growth, in Anat. Anz., Vol. XXX, pp. 271—297.
DRZEWECKI, W., 1904. Über vegetative Vorgänge im Kern und Plasma der Gregarinen des Regenwurmhodens, in Arch. f. Protistenk., Vol. III, pp. 107—125.
YOUNG, R. T., 1908. The histogenesis of Cysticercus pisiformis, in Zool. Jahrb. (Anat. u. Ont.), Vol. XXVI, pp. 183—254.

Explanation of Plates V and VI.

Figs. 1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14 × 650; Figs. 11, 17, 18 × 470; Fig. 3 × 1000; Figs. 15, 16 × 1000.

Fig. 1. Sub-cuticula of *Moniezia*, showing atypical cells and developing nuclei.

Fig. 2. Anlage of developing genital ducts of *Moniezia*, showing nuclear variations.

Fig. 3. Sub-cuticula of *Thysanosoma*. The small black dots are mainly food bodies, but in the center of the field is clearly shown a developing nucleus, with a distinct »nucleolus« and a very faint membrane surrounding about $^1/_2$ of the nucleus.

Fig. 4. Anlage of genital ducts of *Thysanosoma*.

Fig. 5. Sub-cuticula of *Taenia crassicollis*, showing atypical cells.

Fig. 6. Anlage of genital ducts of *Taenia crassicollis*, showing nuclear variations.

Fig. 7. Sub-cuticula and parenchyma of *Taenia serrata*, showing staining difference of different areas.

Fig. 8. Sub-cuticula of *Anoplocephala*, showing typical and atypical cells.

Fig. 9. Sub-cuticula and parenchyma of *Anoplocephala*, showing cytogenic masses with developing nuclei. In the large mass in center of field, five developing nuclei, represented by »nucleoli«, surrounded by narrow unstained areas, are seen. In the mass in lower right hand part of field, two nuclei, each with a large »nucleolus« surrounded by a lighter area, and with partly formed membranes are seen; while below this mass is seen a nucleus which has evidently just separated from the latter. In the mass below is shown a developing »nucleolus«, unsurrounded by the usual clear zone.

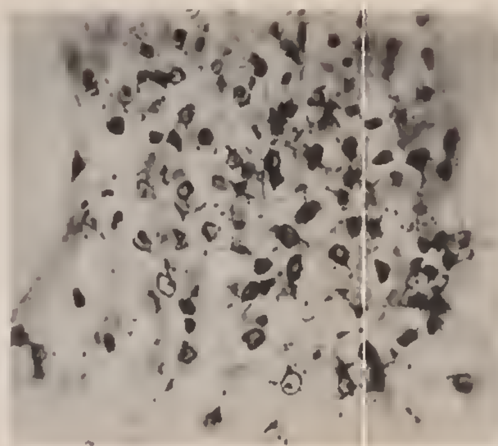
Fig. 10. Anlage of genital ducts of *Anoplocephala*, showing two mitoses.

Fig. 11. Sub-cuticula and parenchyma of *Crossobothrium*. Many food bodies are here seen scattered thru the tissues.

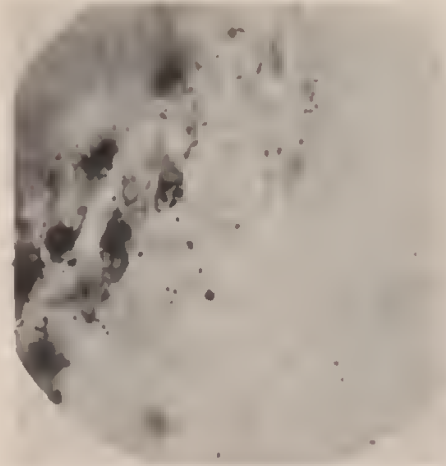
Fig. 12. Anlage of genital ducts of *Crossobothrium*, showing nuclear variations.



1



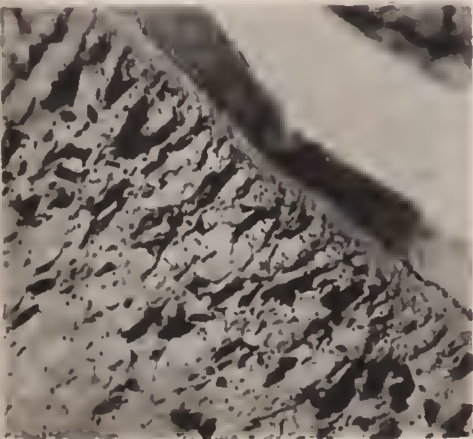
2.



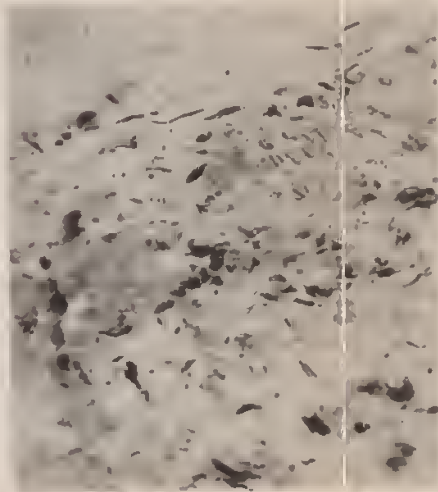
3



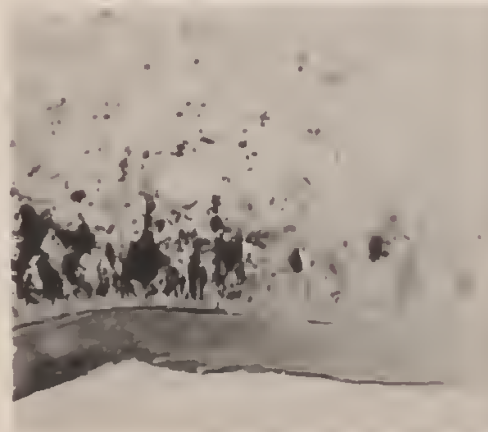
4



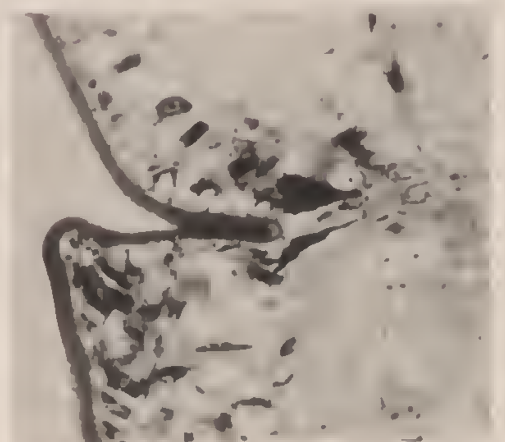
5.



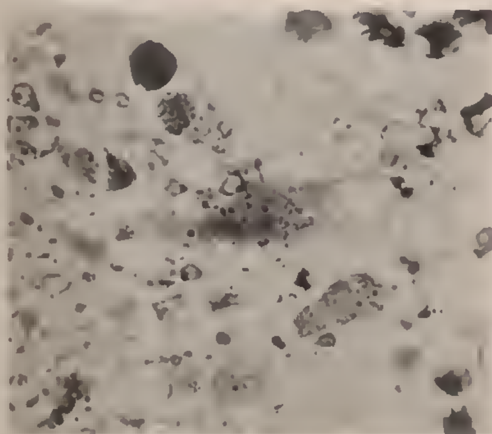
6



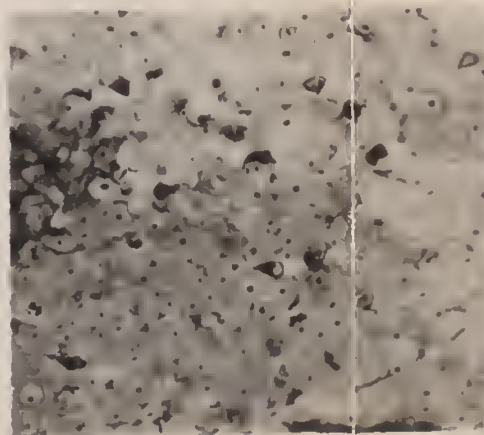
7



8



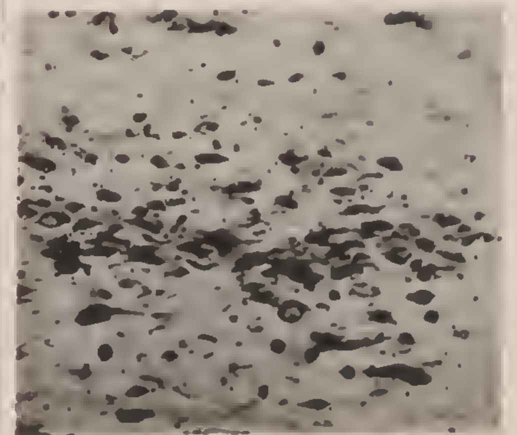
9.



10.

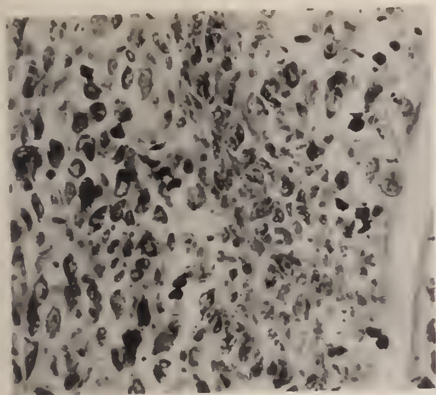


11

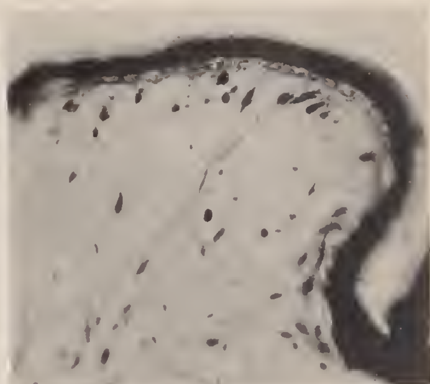


12

Verlag v. Wilhelm Engelmann, Leipzig



13.



14.



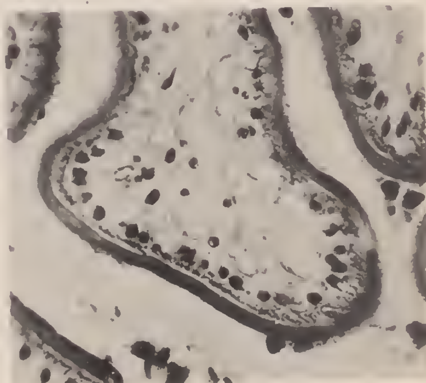
15.



16.



17.



18.

Young

Verlag v. Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Lichtdruck v. C. G. Röder G. m. b. H. Leipzig.

Fig. 13. Anlage of genital ducts of *Rhynchobothrium*. To either side is seen the parenchyma containing scattered food bodies (appearing intensely black in the photograph).

Fig. 14. Sub-cuticula and parenchyma of *Cysticercus*, showing atypical cells.

Figs. 15 and 16. Sub-cuticula of larva sp., showing nuclear variations in different cells.

Fig. 17. Sub-cuticula and parenchyma of *Tetrarhynchus*, showing atypical cells.

Fig. 18. Sub-cuticula and parenchyma of *Coenurus*.



Beiträge zur Kenntnis der Oogenese bei Harpacticiden, nebst biologischen Beobachtungen.

Von

Paul Krüger.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Halle a. S.)

Mit 1 Textfigur und Tafel VII—IX.

Inhaltsverzeichnis.

A. Einleitung.

Canthocamptus staphylinus Jur. ist schon mehrmals zu oogenetischen Untersuchungen verwendet worden. Haecker veröffentlichte im Jahre 1892: »Die Eibildung bei *Cyclops* und *Canthocamptus.*« Seine Resultate waren kurz folgende: »Nach den Teilungen der Keimzone werden durch einen eigentümlichen Verdoppelungsprozeß (»Diplose«) die (24) Chromosomen längs gespalten. Die 24 Doppelchromosomen legen sich nun zu einem Doppelfaden zusammen, welcher nach einem verwickelten Um-

bildungsprozeß vier Stäbchen, deren jedes aus sechs Doppelchromosomen besteht, liefert ... In den Richtungsspindeln finden hintereinander zwei Reduktionen statt. Auf Grund derselben wird die durch die »Diplose« verdoppelte Anzahl der Chromosomen geviertteilt, so daß also die Anzahl der Chromosomen im reifen Ei die Hälfte der für die Art charakteristischen Zahl beträgt.« 1895 erschien eine genauere Beschreibung der Vorgänge in: »Die Vorstadien der Eireifung.« Er berichtigt seine Funde wie folgt: »Schon im Keimpolsterstadium ist der Chromatinfaden längsgespalten. Es ist eine zusammenhängende Doppelfadenschlinge vorhanden. Der Doppelfaden segmentiert sich nach zwei verschiedenen Modi. Entweder kann eine Segmentierung des Fadens bereits eintreten zu einer Zeit, wenn der Doppelfaden noch eine feinfadig-körnige Beschaffenheit aufweist und seine Konzentrierung in die Kernmitte noch nicht ihren Anfang genommen hat. Im andern extremen Fall setzt die Segmentierung erst ein, nachdem der Doppelfaden sich in der Mitte des Kernraums zu einer einfachen Schlinge verdichtet und zusammengezogen hat. Die Chromosomen legen sich zu einer hufeisenförmigen Schlinge zusammen, die sich durch Segmentierung in zwölf Vierergruppen zerlegt.« Ebenso wird die Richtungskörperbildung ziemlich genau beschrieben und die zweite Reifungsteilung als Reduktionsteilung im Sinne Weismanns gedeutet. — Während ich schon mit meiner eigenen Untersuchung über die Oogenese bei *Canthocamptus staphylinus* und seinen Verwandten beschäftigt war, erschien die Arbeit von Matscheck: »Über die Eireifung und Eiablage bei Copepoden.« Ihm glückte durch geeignete Färbung die merkwürdigen »Doppelplatten« in einzelne Chromosomen zu zerlegen. Sie enthalten in biserialer Anordnung 2 × 12 Chromosomen. Außerdem bringt Matscheck eine genaue Beschreibung der Richtungskörperbildung. Beide Reifungsteilungen sind Äquationsteilungen.

Nun sind gerade bei *Canthocamptus* verschiedene Verhältnisse beobachtet worden, auf welche in späteren Arbeiten immer wieder Bezug genommen worden ist (frühzeitige Längsspaltung, Verhalten der Doppelstäbchen der Diakinese, Verhalten des Nucleolus, simultane Richtungskörperbildung). Auch sind einige der älteren Bilder Haeckers, besonders ein Medianschnitt durch das Ovarium (wie unten gezeigt werden soll, enthält diese Abbildung eine der ersten, vielleicht sogar die erste Darstellung des Synapsisstadiums) in verschiedene Lehrbücher und andre Schriften übergegangen. Es schien deshalb wünschenswert, den Gegenstand nochmals aufzunehmen.

Auf Veranlassung des Herrn Prof. Haecker habe ich daher im Spätsommer 1909 eine erneute Untersuchung der Eireifung von *Cantho-*

camptus-Arten unternommen, um die Angaben HAECKERS und MATSCHECKS nachzuprüfen und durch eigene Befunde zu einer möglichst vollständigen Beschreibung der Oogenese zusammenzustellen. Dabei sollten auch biologische Beobachtungen an den bei Halle a./S. vorkommenden Harpacticiden gemacht werden.

B. Biologische Beobachtungen.

SCHMEIL hatte bei der Bearbeitung seines grundlegenden Werkes über die Süßwasser-Copepoden Deutschlands folgende Harpacticiden in Halle a./S. und seiner weiteren Umgebung gefunden: *Canthocamptus staphylinus* Jur., *C. crassus* Sars, *C. northumbricus* Brady, *C. trispinosus* Rehberg und *Nitocra hibernica* Brady. Seitdem (1892) sind manche Tümpel, die SCHMEIL angibt, verschwunden. Trotzdem gelang es mir wenigstens drei Arten SCHMEILS wiederzufinden: *Canthocamptus staphylinus* Jur., *C. trispinosus* Rehberg und *Nitocra hibernica* Brady, und dazu eine für Halle neue Art, wenn auch nur in zwei Exemplaren: *Canthocamptus gracilis* Sars (2 ♀) (also kaum den sechsten Teil der in Deutschland gefundenen Arten). Merkwürdigerweise fanden sich in dem dicht bei Halle gelegenen Hochmoorrest zu keiner Jahreszeit Harpacticiden. Von Copepoden war überhaupt nur in sehr spärlicher Anzahl ein kleiner roter *Cyclops* darin vorhanden. Den Grund für diesen Mangel habe ich nicht ermitteln können, jedenfalls ist aber die Tatsache auffallend, da alle Harpacticidenforscher als Lieblingsaufenthalt für viele Arten Moore und Moorgräben angeben.

Die vier Arten, die ich für Halle feststellen konnte, fand ich, abgesehen von andern Fundorten für *Canthocamptus staphylinus* und *C. trispinosus*, alle zusammen in dem sogenannten Mosesteich auf den Passendorfer Wiesen dicht bei Halle. Der Mosesteich ist ungefähr $^3/_4$ Morgen groß, bei einer mittleren Tiefe von $1^1/_2$ m. Der Boden ist tief mit Schlamm, aus pflanzlichem und tierischem Detritus bestehend, bedeckt. Die Ufer sind mit Salix und Phragmites bestanden. Im Wasser selbst wächst reichlich Ranunculus, Potamogeton, Hydrocharis, Elodea, Lemna und Fadenalgen. Außer Wildenten und Wasserhühnern, die im angrenzenden Schilfdickicht nisten, bevölkern zahlreiche Fische und Kleintiere der mannigfachsten Art, besonders viel Krebstiere, das Wasser.

Leider kann ich nicht genaue Angaben über die Fortpflanzungsverhältnisse der von mir gefundenen Arten machen. Erstens erstrecken sich meine Beobachtungen kaum auf ein Jahr, und dann habe ich sie während eines Teiles des Winters unterbrochen, da ich genügend Material besaß. Immerhin stimmen sie nicht genau mit den Befunden WOLFS

(1905) für Württemberg überein. Zur bequemeren Übersicht gebe ich eine kurze Tabelle:

Canthocamptus staphylinus Jur.

Monat	Wolf	eigene Funde[1])
Juli	5. einige Junge	—
	19. fehlend	20. zahlreiche in Copula mit Eisäcken
August	4. fehlend	2. zahlreiche in Copula mit Eisäcken
	19. einige Junge.	12. zahlreiche in Copula mit Eisäcken
September	7. eine Menge in Copula.	6. wenige, meist Junge
	14. viele, manche mit Eisäcken	—
	—	20. zahlreiche, meist Junge
	28. viele, meist mit Eisäcken	—
Oktober	—	4. zahlreiche, meist Junge
	14. massenhaft, sehr viele in Copula	13. zahlreiche, meist Junge
	—	28. zahlreiche, mit Eisäcken
November	3. sehr häufig, viele in Copula oder mit Eisäcken	—
	—	9. zahlreiche, mit Eisäcken
	22. an Zahl etwas zurückgegangen, nahezu alle mit Eisäcken	—
Dezember	—	5. (von andrer Stelle) nicht sehr viele, mit Eisäcken
	bis Mitte Februar	—
April	nur wenige Junge und Erwachsene	29. äußerst zahlreiche Nauplien, Junge, in Copula, mit Eisäcken
Mai	nur wenige Junge und Erwachsene	9. äußerst zahlreiche Nauplien, Junge, in Copula, mit Eisäcken
	—	11. (von andrer Stelle), äußerst zahlreiche Nauplien, Junge, in Copula, mit Eisäcken, dann Rückgang der Zahl bis Ende Mai, durch *C. trispinosus* verdrängt

[1]) Alle Angaben beziehen sich, soweit nichts andres hinzugefügt ist, auf den oben angeführten Mosesteich.

Canthocamptus trispinosus Rehberg.

Monat	Wolf	eigene Funde
November	Anfang. Wenige	9. äußerst zahlreich, in Copula und mit Eisäcken
	Ende. Fehlend	—
April	noch nicht vorhanden	29. äußerst zahlreich, in Copula und mit Eisäcken
Mai	noch nicht vorhanden	9. äußerst zahlreich, in Copula und mit Eisäcken
	—	11. äußerst zahlreich, in Copula und mit Eisäcken
	erst 17. Juni	

Nitocra hibernica Brady.

April	—	29. etwa ein Dutzend mit Eisäcken
Mai	—	9. etwa ein Dutzend mit Eisäcken

Canthocamptus gracilis Sars.

	nur im Herbst, nie im Frühjahr	erst im Frühjahr gefunden

Die Übereinstimmung zwischen Wolfs und meinen eigenen Befunden erstreckt sich also im wesentlichen auf das Auftreten einer deutlich ausgeprägten Fortpflanzungsperiode von *C. staphylinus* im Herbst. Im Gegensatz zu den Beobachtungen in Württemberg traten *Canthocamptus staphylinus* und *C. trispinosus* auch Ende April und Anfang Mai in Mengen auf, wie man ein solches massenhaftes Vorkommen eigentlich nur von den pelagisch lebenden Copepoden gewöhnt ist. Diese Unterschiede in den Befunden Wolfs und den meinen sind wohl vor allen Dingen in den geographischen Verhältnissen begründet. Dann kommen sicher aber auch Nahrungsbedingungen und der unverhältnismäßig kalte Sommer 1909 und ungewöhnlich warme Winter 1909/10 in Betracht.

Was die beiden letztgenannten Arten, *N. hibernica* und *C. gracilis*, anbelangt, so handelt es sich um ausgesprochene Schlammbewohner, die deshalb schwer in größerer Anzahl zu erhalten sind und überhaupt wohl niemals in solchen Massen, wie die beiden ersten Arten, vorkommen.

Die interessante Art der Copulation ist von Wolf für *Canthocamptus staphylinus* genau beschrieben worden. Ganz gleich verläuft sie auch bei *C. trispinosus.* Auch Wolfs Beobachtungen über die Dauer der Copulation stimmen mit meinen überein. Isolierte Paare blieben bei beiden Arten bis 7 Tage miteinander in Copula. Im Gegensatz zu Wolf fand ich häufig Weibchen mit zwei oder drei Spermatophoren. So sah ich öfters, daß dasselbe Männchen, das schon eine Spermatophore an einem Weibchen befestigt hatte, nach einiger Zeit mit diesem von neuem copulierte und tatsächlich auch eine zweite Samenpatrone an ihm befestigte.

Um den Zeitraum zwischen Begattung und Eiablage festzustellen, wurde ein junges Weibchen in Copula isoliert. Nach 3 Tagen trug es eine Spermatophore. Erst nach 19 Tagen zeigten sich die ersten kleinen Eier am Anfange des Oviducts und nach weiteren 8 Tagen wurde der Eisack abgesetzt. Zu wieviel Eisäcken eine Spermatophore genügt, konnte ich nicht feststellen, da mir alle Weibchen starben, dagegen konnte ich beobachten, daß bei älteren Weibchen von *C. staphylinus* und *C. trispinosus* der Zeitraum zwischen zwei Eiablagen 3 bis höchstens 6 Tage beträgt. Die Eiablage erfolgt in den frühen Morgenstunden, meist vor 7 Uhr. Doch treten auch Schwankungen ein, namentlich bei *C. trispinosus*, bei dem die Eier oft erst kurz vor Mittag abgelegt werden. Die Nauplien verlassen die Eihüllen nacheinander. Es dauert oft ein paar Tage, bis alle ausgeschlüpft sind. Die Nauplien bewegen sich äußerst unbeholfen auf Algenfäden und dergleichen. Da sie ziemlich lichtscheu sind, halten sie sich mit Vorliebe unter Blättern, in hohlen Halmen oder ähnlichen Dingen auf. Sie zeigen wie auch die jungen, noch nicht geschlechtsreifen Tiere, die daran sofort von den erwachsenen zu unterscheiden sind, eine rotbraune Färbung, die von großen Öltropfen im Innern des Körpers herrührt. Erwachsene Tiere sind von *C. staphylinus* grau-gelblich, von *C. trispinosus* mehr braun, mit einem Stich ins Grüne, von *Nitocra hibernica* und *Canthocamptus gracilis*, welche als Schlammbewohner im Dunkeln leben, weiß gefärbt. Nur bei *C. gracilis* ist das erste Körpersegment rosa bis rot, wie auch Wolf angibt, dessen Beschreibung von *C. gracilis* auch sonst für die beiden von mir gefundenen Exemplare zutreffend ist. Hinzufügen möchte ich, daß bei dieser Form die Eier einen perlschnurartigen Eisack von acht bis zehn Eiern bilden.

Da es bei der mikroskopischen Untersuchung von Wichtigkeit war, zu wissen, von welcher Art die betreffenden Bilder stammten, und da es nur dann möglich ist, diese aus den Schnitten zu bestimmen, wenn die Weibchen die specifisch sehr verschiedenen Spermatophoren trugen, mußte jedes einzelne Tier (es kamen mehrere Tausend zur Untersuchung)

vor dem Konservieren bestimmt werden. Es galt also, ein Bestimmungsmerkmal zu finden, das es ermöglichte, die Species schnell und dabei doch sicher zu erkennen. *Canthocamptus staphylinus* und *C. trispinosus* sind fast gleich groß und leben dazu am gleichen Ort durcheinander. *C. trispinosus* ist allerdings ein wenig kleiner und durch eine etwas dunklere Färbung ausgezeichnet. Da die Tiere aber mit allem möglichen Schmutz und Ectoparasiten behaftet sind, können diese Verschiedenheiten zum Bestimmen nicht verwendet werden. Als sicheres Unterscheidungsmerkmal dient das Furkaglied. Es ist bei *C. staphylinus* langgestreckt-rechteckig, während es bei *C. trispinosus* fast gleich lang und breit und an den Außenseiten halbkreisförmig gebogen ist. Außerdem trägt es bei *C. trispinosus* an der Oberseite einen äußerst charakteristischen hahnenspornartigen Dorn. Die Weibchen sind, falls sie eine Spermatophore tragen, durch diese sofort, in günstigen Fällen auch noch auf den Schnitten, zu unterscheiden. Sie ist bei *C. staphylinus* groß, breit, säbelförmig, während sie bei *C. trispinosus* viel kleiner ist und einer Flasche mit langem und sehr dünnem Hals gleicht[1]). Ebenso lassen erwachsene Männchen die Form der Spermatophoren in ihrem Innern erkennen. *Nitocra hibernica* und *Canthocamptus gracilis* kamen weniger in Betracht, da sie nur in sehr geringer Zahl vorhanden waren und schon durch ihre geringe Körpergröße und sehr unbeholfenen Schwimmbewegungen auffallen. Als Unterscheidungsmerkmal für *Canthocamptus* und *Nitocra* gibt van Douwe in Brauers Süßwasserfauna an, daß bei *Nitocra* die erste Antenne vom zweiten Basalglied ab rechtwinklig abgebogen und der Entopodit des vierten Beinpaars dreigliedrig ist, während er bei *Canthocamptus* zweigliedrig ist. Während ich das erste Merkmal nie finden konnte, scheint mir der Unterschied in der Zahl der Entopoditglieder des vierten Beinpaars tatsächlich zum Bestimmen geeignet zu sein. Schmeil setzt zwar in längerer Ausführung auseinander, weshalb man die Gattung *Nitocra* von *Canthocamptus* trennen muß, doch kann man sich beim Betrachten der beiden Hauptvertreter und ihrer großen Ähnlichkeit des Eindrucks nicht erwehren, daß *Nitocra* zu *Canthocamptus* zu stellen ist, wie es denn auch die ersten Beobachter getan haben.

Zum Schluß sei noch eine Beobachtung mitgeteilt. Ich wollte einmal versuchen, ob nicht *C. staphylinus* und *C. trispinosus* miteinander copulierten, obwohl eine tatsächliche Befruchtung allerdings von vornherein in Hinblick auf die Verschiedenheit der Spermatophoren und der Größe der Ansatzstellen ausgeschlossen schien. Ich hatte zu zwei Männchen von

[1]) Vgl. die Abbildungen bei Schmeil, Taf. III, Fig. 18 u. 11.

C. staphylinus drei junge Weibchen von *C. trispinosus* gesetzt. Trotz genauer Beobachtung habe ich nie eine Copula bemerkt, bis zum 21. Tage: dann copulierten die Männchen miteinander. Eines hatte das andre in typischer Copulationsstellung umklammert. Sie ließen beide in ihrem Innern die reifen Spermatophoren erkennen. Der Fortpflanzungstrieb ist wohl so stark gewesen, anderseits die Artverschiedenheit so groß und trotz des Triebes so unüberwindlich, daß dieses etwas unnatürliche Resultat zustande kam. Nach tagelanger Copulation starben die Männchen, während die Weibchen noch lange lebten, ohne daß es aber zu einer Eibildung gekommen wäre, wahrscheinlich aus Mangel an Copulation, die normalerweise wohl den Anstoß gibt. Anderseits hatte ich bei der Vereinigung von *C. staphylinus*-Weibchen und *C. trispinosus*-Männchen gar keinen Erfolg. Die Tiere starben nach 3 Wochen.

C. Material und Technik.

Da die Harpacticiden sehr versteckt leben und meistens nicht in so großen Mengen wie die pelagischen Copepoden vorkommen, ist es schwer zu entscheiden, ob an einer Örtlichkeit welche vorhanden sind oder nicht. Ich habe in diesen Fällen mit einem einfachen Leinennetz die untergetauchten Pflanzen und den Bodenschlamm abgestreift und den Inhalt in ein Glas getan. Infolge ihrer Zählebigkeit halten die Harpacticiden selbst stundenlangen Transport aus, auch wenn durch die Erwärmung des Wassers durch die Sonnenstrahlen alle andern Tiere schon gestorben sind. Sie sind dazu wahrscheinlich durch ihren außerordentlich dicken Chitinpanzer befähigt. Zu Hause werden die größeren Holzteile und Pflanzen Stück für Stück in einem Gefäß mit Wasser abgespült. Mit besonderer Vorliebe sitzen die Harpacticiden auch in den Gehäusen der Phryganiden. Der Schlamm wird mit dem Wasser auf einen Porzellanteller ausgeschüttet. Nach 24 Stunden kommen dann gewöhnlich die Harpacticiden zum Vorschein und sammeln sich am Tellerrand, wo sie mit einer Pipette abgelesen werden können. Um mir das häufige Fangen zu ersparen, und um nicht im Winter durch starken Frost des Materials beraubt zu werden, hatte ich mir ein Zuchtglas, das möglichst frei von andern Lebewesen war, angesetzt. Den Boden bedeckte rein gewaschener Flußsand, in dem einige Vallisneria wuchsen. In dieses Gefäß kamen dann die Harpacticiden in großen Mengen. Als Nahrung gab ich ihnen halb verfaulte Wasserpflanzen, wie Elodea und Lemna, die ich vorher im Ofen getrocknet hatte. Das Glas stand den ganzen Winter im Fenster meines Arbeitszimmers und bewährte sich sehr gut. Die Tiere copulierten

in Menge, so daß fast immer alle Entwicklungsstadien vom Nauplius bis zum geschlechtsreifen Tier vorhanden waren. Es mußten also günstige Lebensverhältnisse für sie geschaffen worden sein. — Um die Tiere einzeln zu beobachten, kamen sie in hohlgeschliffene Glasklötze mit ein paar Wasserlinsen und Algenfäden, nebst etwas pflanzlichem Detritus. In diesen zugedeckten »Beobachtungsgläschen« hielten sich die Tiere monatelang wie unter Normalbedingungen.

Zum Konservieren sind die mannigfachsten Mittel verwendet worden: Sublimat-Alkohol nach Haecker, drei verschiedene v. Rathsche Gemische, mit und ohne Platinchlorid, Hermann, Flemming, Zenker, 10%iges Formol, Pikrinessigsäure-Formol, Zenker-Formol und Zenker-Formol-Osmiumsäure. Während alle Flüssigkeiten außer 10%igem Formol für die Oviducteier, d. h. diakinetische Stadien und abgelegte Eier, gute Resultate ergaben, versagten sie fast alle für die Ovarialeier. Das hat seinen Grund darin, daß das Ovarium auf der einen Seite durch die Dottermassen des Oviducts und auf der andern durch die außerordentlich dicke Chitincuticula geschützt ist. Bei allen Konservierungen traten deshalb starke Schrumpfungserscheinungen auf, vor allem Synapsis-ähnliche Kontraktionen auch außerhalb des eigentlichen Synapsisstadiums. Erst bei Anwendung von Zenker-Formol (auf 100 Teile Zenker 10 ccm käufliches (40%iges) Formalin) wurden zufriedenstellende Bilder erreicht. Die Tiere wurden durch Xylol in Paraffin eingebettet. Um auch in den Färbungen möglichst sicher zu gehen, ist eine ganze Reihe versucht worden. Für die Ovarialeier erwiesen sich Hämatoxylin nach Delafield, für die Oviducteier (Diakinese und biseriale Anordnung) und abgelegte Eier das von Matscheck angewandte Bismarckbraun-Hämatoxylin als am geeignetsten. Heidenhains Eisenhämatoxylin färbt Chromatin, Plasma und Dotter in gleicher Weise, so daß oft eine scharfe Trennung nicht möglich ist, und wurde nur gelegentlich verwendet.

D. Spezieller Teil.

I. Vorbemerkung.

Die freilebenden Süßwasser-Copepoden haben in der cytologischen Forschung eine große Rolle gespielt. An die bei ihnen gemachten Befunde haben sich eine Reihe der wichtigsten Theorien der Chromosomenfrage geknüpft. Inwieweit bei diesen Untersuchungen die Harpacticiden berücksichtigt worden sind, ist in der Einleitung zusammengestellt. Leider erwiesen sie sich bei der von mir unternommenen Nachuntersuchung als wenig geeignet, in der heute schärfer zugespitzten Fragestellung, die durch

die fast ungeheure Zahl von Beobachtungen begründet ist, eine befriedigende und wohl begründete Antwort zu geben. Zwar ergab die Betrachtung der Bilder eine Reihe interessanter Einzelheiten, aber sie versagten doch in wichtigen Punkten, vor allem in der Beantwortung der Frage nach der Konjugation der Chromosomen während des Synapsisstadiums: ob »end-to-end« oder parallel. Das hat seinen Grund in zweierlei Tatsachen: einmal erfolgt die Entwicklung der Eier bei den Harpacticiden schubweise, d. h. man findet z. B. im Oviduct und ebenso im Ovarium immer nur ein und dasselbe Stadium, so daß eine genaue Aneinanderreihung der Bilder oft sehr schwer ist, und dann sind die Zellen des Ovariums außerordentlich klein und enthalten dabei eine verhältnismäßig große Zahl von Chromosomen: 24 und 22 für *Canthocamptus staphylinus* und *C. trispinosus*. Da meine Befunde im wesentlichen mit denen Haeckers und Matschecks übereinstimmen, werde ich in der Beschreibung hauptsächlich die Abweichungen und Besonderheiten hervorheben.

II. Untersuchungen an Jugendformen.

Im Anschluß an die Untersuchungen von O. Krimmel über die Chromosomenverhältnisse bei Nauplien von *Diaptomus coeruleus* sollten auch die der Harpacticiden herangezogen werden. Nun ist es aber sehr schwer, diese in größerer Zahl zu erhalten. Man muß zu diesem Zweck Weibchen mit Eisäcken isolieren, und nach erfolgtem Ausschlüpfen die Nauplien mittels Lupe und sehr feiner Pipette aus dem Detritus und von den Pflanzen suchen, was außerordentlich mühsam ist. Deshalb konnten nur wenige geschnitten werden. Außerdem zeigten sie die oben erwähnten ungünstigen Zellverhältnisse in erhöhtem Maße. Nur ein Punkt verdient vielleicht erwähnt zu werden. Gross bildet in seiner Arbeit über *Pyrrhocoris apterus* eine Synapsis ab, die aus kugeligen Chromatinklumpen besteht. Ähnliche Bilder erhielt ich bei den Copepodidstadien von *Canthocamptus* in jungen Genitalanlagen. Wurden aber die mit Hämatoxylin gefärbten Schnitte sehr stark differenziert, so zeigte sich, daß die Kugeln in Wirklichkeit kleine enge Schleifen waren. In gleicher Weise würden sich vielleicht auch die Grossschen Bilder, bei genügender Differenzierung der Heidenhain-Färbung, auflösen.

III. Untersuchungen an geschlechtsreifen Tieren.

Der zweizipflige Bau des Ovariums ist von Haecker und Matscheck genau beschrieben worden und geht auch zur Genüge aus Fig. 1 hervor. Betreffs einer Einteilung der Oogenese in verschiedene Perioden, möchte

ich mich an die Einteilung von MATSCHECK halten, und demgemäß eine Vermehrungsperiode (oogoniale Teilungen) und eine Reifungsperiode (die Zeit nach der letzten oogonialen Teilung bis zum Abschluß der zweiten Reifungsteilung) unterscheiden.

a) Vermehrungsperiode.

Betreffs des Keimpolsters bin ich zu denselben Resultaten wie MATSCHECK gelangt. Es dient nur bei jüngeren Tieren als Vermehrungsherd. Bei älteren Tieren fehlt es ganz. Die beiden freien Enden des Ovariums sind bei ersteren von Kernen, die ein typisches Ruhestadium zeigen, eingenommen (Fig. 1 *ur*). HAECKER hatte sie als »vorletzte Generation der Ureikerne« bezeichnet (1892). Auf diese ziemlich breite Zone folgt die eigentliche oogoniale Vermehrungszone, und zwar glaube ich annehmen zu dürfen, daß die Vermehrung abwechselnd in den beiden Zipfeln des Ovariums vor sich geht. Fig. 1 diene zur Begründung dieser Annahme. In dem einen (unteren) Zipfel sind nur oogoniale Diakinesen (*od*) vorhanden, während der andre mit präsynaptischen Kernen (*pr*) angefüllt ist. Diese führen direkt zu den Synapsisbildern (*s*). In Fig. 2 ist eine oogoniale Mitose (*m*) abgebildet. Trotz äußerst starker Differenzierung stellt sich der Querschnitt immer noch als vollkommen kompakte Masse dar. Ähnlich ist es bei der Polansicht, so daß eine Zählung der Chromosomen nicht möglich ist.

b) Reifungsperiode.

1. Synapsis.

»Das Stadium, in dem die Kernsubstanz eine mehr oder weniger starke einseitige Kontraktion aufweist, wird seit MOORE (1895) als Synapsis bezeichnet« (HAECKER 1907). Eine erste Abbildung und Beschreibung der Synapsis, allerdings ohne in ihrem Wesen erkannt zu werden, findet sich schon 1892 bei HAECKER: »Die heterotypische Kernteilung im Cyclus der generativen Zellen«: »Es geht aus der hier wiedergegebenen Skizze (1892 *b*, Taf. XII, Fig. 2) hervor, daß sich die Fadenzüge mehr und mehr senkrecht zu einer und derselben Durchmesserebene des Kernes, dem späteren Spindeläquator, anordnen, wobei häufig einzelne Fadenabschnitte in weitem Bogen in den freien Kernraum ausspringen, während der Rest in schwer entwirrbarem Gefüge zu einem ‚äquatorialen Kranz' zusammenfließt« . . . . HAECKER beobachtete auch, daß fast mit Regelmäßigkeit ein blindes Fadenende den kleinen, bläschenförmigen Nucleolus mit dem excentrisch im Kernraum gelagerten Fadenknäuel verbindet. Wie aus der Darstellung HAECKERS hervorgeht, deutete

er diese Bilder irrtümlicherweise als Doppelaster, ebenso seine entsprechenden Befunde bei *Canthocamptus* (1892 *a*, Fig. 1 *d* u. 1895, Fig. 1). Da er hier auch längsgespaltene Elemente fand, wurde er zu der Annahme geführt, daß die in den Prophasen der Reifung auftretende Längsspaltung der Fäden in den Endstadien der letzten Oogonienteilung ihren Ursprung hat. Zu einer gleichen Deutung wurde auch RÜCKERT bei seinen Untersuchungen des Selachiereies veranlaßt. Eine Richtigstellung dieser Befunde bei *Canthocamptus* führte WALDEYER (1902) herbei, indem er diese Doppelaster als Synapsis identifizierte, wie auch MATSCHECK in seiner Arbeit angibt.

Diese Synapsiszone hat in den letzten Jahren das allergrößte Interesse in Anspruch genommen, im Hinblick auf die Frage, ob hier eine Konjugation der Chromosomen, speziell ob eine end-to-end- oder eine Parallel - Konjugation (Metasyndesis oder Parasyndesis) vorkommt. Leider versagten die Harpacticiden in diesem Punkt, wie schon oben erwähnt. Es fanden sich auf den wenigen guten Bildern sehr selten präsynaptische Stadien (Fig. 1 *pr*). Diese führen wahrscheinlich sehr schnell zur eigentlichen Synapsis. Was sich aus den präsynaptischen Bildern sagen läßt, ist folgendes: Allem Anschein nach kommt es erst zur Bildung von »Prochromosomen«, wenigstens scheinen einige Bilder dafür zu sprechen. Diese gehen dann in ein typisches Präsynapsisstadium über. Man findet in diesem Stadium schon eine geringe einseitige Kontraktion des Chromatins (Fig. 2 *pr*). Die Kernsubstanz bildet einen nicht zu entwirrenden Knäuel, der aus einem zusammenhängenden Faden zu bestehen scheint. Die freien Enden, die man vereinzelt erkennen kann, sind wohl dadurch zustande gekommen, daß das Messer den Faden an einzelnen Stellen zerschnitten hat. In der chromatinfreien Kugelkalotte liegt ein kleiner blasser Nucleolus, zu dem vielfach ein freies Fadenende führt (vgl. die früheren Bilder von HAECKER). Sehr viel häufiger als die präsynaptischen Stadien ist die eigentliche Synapsis (Fig. 1 *s* und Fig. 2 *s*). Die Mehrzahl der Forscher neigt zu der Ansicht, daß die Synapsis, d. h. die einseitige Kontraktion der Fäden, ein Kunstprodukt ist. Dazu möchte ich folgendes bemerken. Selbst bei ganz tadellos konservierten Stücken findet man immer ein paar Zellen in diesem Zustande. Es ist ja möglich, daß zu der Zeit des wahrscheinlichen Stoffaustausches oder der Konjugation der Chromosomen, diese besonders empfindlich sind, oder geradezu die Tendenz haben, beim plötzlichen Abtöten in diese Anordnung überzugehen. Aber ich habe nie eine bestimmte Richtung der Knäuel, die mit Sicherheit auf ein Kunstprodukt schließen ließe, gefunden, höchstens würde dafür sprechen, daß eine gewisse ein-

seitige Kontraktion, wie oben geschildert, schon auf präsynaptischen Stadien auftritt (Fig. 2 *pr*). Mit HAECKER (1907) bin ich also der Ansicht, daß allerdings das »synaptische Magma«, d. h. einheitliche dicke Klumpen, wie sie z. B. LÉRAT (1905) abbildet, ein Kunstprodukt ist. Für das aus einzelnen Bogen und Fäden gebildete Synapsisknäuel möchte ich aber aus den angeführten Gründen die Möglichkeit eines wenigstens teilweise natürlichen Zustandes nicht von der Hand weisen[1]).

Was nun die Synapsisbilder von *Canthocamptus staphylinus* anbetrifft, so lassen diese gleichfalls deutlich einzelne Bogen und Fäden erkennen. Besonders ist es fast regelmäßig ein hakenförmiges Chromosom, das weit in den Kernraum hineinragt und oft mit dem meist außerhalb des Knäuels liegenden Nucleolus verbunden erscheint (Fig. 2 *s*). Eine Zählung der Bogen oder Schleifen ist ausgeschlossen. Erst auf dem darauffolgenden »Bukettstadium« kann man ungefähr zwölf erkennen (Fig. 1 *b*). An ihnen und andern, durchgeschnittenen Fäden sieht man einen deutlichen Längsspalt (Fig. 2 *ps*). Der Nucleolus liegt dabei inmitten der Korbfigur. Das »Bukettstadium« führt dann direkt zur frühen Diakinese, indem sich die Bogen aus ihrer einseitigen Lage freimachen und sich um den Nucleolus, parallel der Kernmembran, legen.

Schon während der präsynaptischen Stadien beginnen die Kerne an Volumen zuzunehmen. Zugleich differenzieren sich in ihrem Umkreis deutliche Zellterritorien, deren Plasma an Masse rasch zunimmt und durch feinste Körnchen dunkel gefärbt ist. Bezüglich der Entstehung dieser Körnchen verweise ich auf die Arbeit MATSCHECKS. Kurz bevor die Eizellen aus dem Ovar in den Oviduct treten, zeigen sich im Plasma »Dotterkerne«, über deren Herkunft und Schicksal ich nichts angeben kann. Vielleicht bewirken sie das nunmehr einsetzende starke Wachstum der Eier und die reichliche Dotterabscheidung. MATSCHECK schreibt es nach Angaben von HAECKER (1895), LÉRAT (1905) u. a. der Nähe des Darmes zu.

2. Diakinese und biseriale Anordnung.

Canthocamptus staphylinus.

HAECKER hatte 1895 einen doppelten Entwicklungsmodus bezüglich der Umwandlung der Diakinese zur biserialen Anordnung beschrieben. Mir ist es trotz genauester Nachforschung nicht gelungen beide festzu-

---

[1]) Auch die Bilder von O. KRIMMEL, welche synapsisähnliche Bilder in den Darmzellen der Nauplien von *Diaptomus coeruleus* gefunden hat, lassen sich nach meiner Ansicht weder zugunsten der einen, noch der andern Auffassung heranziehen.

stellen. Ich fand fast ausschließlich den ersten Entwicklungsmodus Haeckers. Es soll daher dieser zuerst im Zusammenhang dargestellt und dann am Schluß auf den zweiten Modus eingegangen werden.

Die frühesten Stadien der Diakinese findet man in Eiern, die eben in den Oviduct getreten sind (Fig. 3 *a* und 3 *b*). Hier treten auch die ersten Dotterschollen als helle glänzende Kugeln auf. Sie sind durch ein stark gefärbtes Plasma voneinander getrennt. Dieses und das geringe färberische Verhalten der an der Kernwand angeschmiegten Chromosomen erschweren die Beobachtung der letzteren sehr. Es sind lange, gespaltene Fadenstücke, die die Kernmembran in unregelmäßiger Anordnung begleiten. Inmitten des Kernraums liegt ein ziemlich großer Nucleolus. Die einzelnen Chromosomenfäden zeigen deutlich Körnchen, »Chromiolen«, die jedoch eine paarweise Zusammengehörigkeit nicht erkennen lassen. Oft sind auch die beiden Spalthälften strepsinemaartig umeinander gewunden. Eine Angabe über die Zahl der Chromatinelemente ist auf diesem Stadium nicht möglich, da diese langen Fäden immer zum größten Teil zerschnitten sind.

Die Eier wachsen jetzt sehr schnell heran und füllen schließlich den ganzen Oviduct aus. Die Dotterschollen haben sich gleichfalls stark vermehrt. Sie sind nicht mehr so hell glänzend, sondern opak und lassen zwischen sich nur geringe Spuren von Plasma erkennen. Die Chromosomen selbst, die deutlich »Doppelstäbchen«charakter tragen, sind kürzer geworden. Die Chromiolen sind weniger zahlreich, aber größer. Jetzt ist auch manchmal eine Zählung möglich: es sind zwölf Doppelelemente (Fig. 10 *a* bis 10 *c*). Zwischen den einzelnen Paarlingen ist ein deutlicher Größenunterschied vorhanden. Doch ist irgendeine Regelmäßigkeit nicht zu erkennen. Außer diesen Größenverschiedenheiten zeigen die Chromosomen einen verschiedenen Grad der Konzentration. Während einige Paare noch deutlich Chromiolen aufweisen, sind andre schon vollkommen kompakt, lassen höchstens eine Querkerbe in der Mitte erkennen (Fig. 8). Dabei sind die weniger konzentrierten nicht immer die längsten Elemente, sondern häufig auch umgekehrt. Eine ähnliche Entwicklungsverschiedenheit findet man auch zwischen den Chromosomen der verschiedenen Kerne eines Oviducts. Während die Chromosomen eines Kernes schon ziemlich konzentriert sind (Fig. 7), können sie im Kerne des benachbarten Eies, auch wenn dieses näher an der Geschlechtsöffnung liegt, noch deutlich Chromiolen aufweisen (Fig. 6). — Oft trifft man Kerne, in denen neben typischen Doppelstäbchen ein oder zwei, seltener auch drei längsgespaltene Chromosomen sich finden, bei welchen der Längsspalt kaum wahrnehmbar ist

und die Enden der beiden Schwesterfäden miteinander verklebt sind (z. B. Fig. 9, bei *x*). Wenigstens in einzelnen Fällen war das ausgeschlossen, daß es sich um eine Kanten- oder Schrägansicht eines Doppelstäbchens handelt. Solche Chromosomen kommen dann in sämtlichen Kernen des betreffenden Oviducts vor. Ihre Größe ist sehr wechselnd, bald größer, bald kleiner, oder auch gleich lang wie die der übrigen, immer sind sie aber dicker. Meist erkennt man, wie gesagt, einen feinen Längsspalt, der an den verdickten Enden unsichtbar wird. Wie diese »Sonderchromosomen« zustande kommen und was aus ihnen wird, habe ich nicht feststellen können. In der späten Diakinese ist von ihnen nichts zu bemerken. Vielleicht ist die Längsspaltung in die beiden Einzelstäbe bei ihnen verspätet. Im allgemeinen sind die Doppelstäbchen ziemlich regelmäßig im Kernraum verteilt. Es kommt aber auch vor, daß mehrere in engere Verbindung treten, miteinander »agglutinieren« oder verkleben. So entstehen z. B. der dreiarmige Stern in Fig. 4 und die Ringbildung in Fig. 5.

Im weiteren Verlauf der Diakinese wird auch der sekundäre Längsspalt der Einzelstäbchen sichtbar, vor allem auf Querschnitten, welche dann zwei tetradenförmig angeordnete Doppelpünktchen zeigen (Fig. 11 bei *t*). Manchmal ist auch eine Querkerbe zu erkennen, wie speziell auf verschiedenen Figuren Haeckers (1895, Taf. XV, Fig. 14) zu sehen ist. Die Chromosomen verlieren gleichzeitig die Chromiolen und rücken während dieser Konzentration des Chromatins mehr und mehr in die Mitte des Kernraums zusammen (Fig. 9), worauf ein schon von Haecker (1892, Fig. 6—11) beobachtetes Übergangsstadium, das man vielleicht als Doppelplattenstadium bezeichnen kann, folgt (vgl. Fig. 12—15). In diesem Stadium sieht man neben dem noch wohlerhaltenen Nucleolus zwei unregelmäßig begrenzte Platten, welche aus einer dunklen Grundsubstanz und den in diese eingebetteten Chromosomen bestehen. Die späteren Phasen bei *Canthocamptus* und vor allem ein Vergleich mit den Verhältnissen bei andern Copepoden führen zu der Auffassung, daß von jedem Doppelstäbchen je ein Einzelstäbchen in der einen, das andere in der andern Platte gelegen ist. Die Einstellung muß also in der Weise erfolgen, daß die Doppelstäbchen sich mit ihren breiten Flächen parallel zueinander stellen. Die Einstellung muß außerordentlich rasch erfolgen, denn der Vorgang ist mir nie zu Gesicht gekommen. Ich fand die Chromosomen immer schon in der beschriebenen Anordnung neben dem Nucleolus liegen. Dabei findet man in einiger Entfernung davon mitunter ein, seltener mehrere verspätete Chromosomen liegen (Fig. 13). Da diese Nachzügler sich auf Querschnitten, infolge des sekundären Längsspalts, als Doppelpünktchen darstellen, hatte Haecker 1892 ge-

meint, es sei vielleicht das Centrosom. Er hatte diese Bilder als »Doppelplatten« beschrieben. Auch mir ist eine völlige Auflösung der Platten in die einzelnen Chromosomen nicht gelungen. Es bleibt immer eine dunkle Grundsubstanz vorhanden, so daß eine scharfe Abgrenzung der Chromosomen unmöglich ist. Die Ursache dieser Dunkelfärbung ist mir unbekannt geblieben. Jedenfalls ist der Nucleolus zumeist noch vollkommen unversehrt, so daß es sich nicht um Nucleolarsubstanz handeln kann.

Während nun der Nucleolus sich aufzulösen beginnt (Fig. 14 *a*—15) und gleichzeitig die Kernmembran verschwindet, tritt die Struktur der Doppelplatte deutlicher hervor, und man kann mit der von Matscheck vorgeschlagenen Bismarckbraun-Hämatoxylinfärbung je zwölf Chromosomen erkennen, welche in der von andern Copepoden her bekannten biserialen Anordnung aufgestellt sind. Der ganze Umwandlungsprozeß, der von der späten Diakinese zur biserialen Anordnung führt, geht, wie gesagt, ziemlich schnell vor sich, und zwar in den späten Nachmittagsstunden, oft schon gegen 5 Uhr. Die Eiablage findet dagegen erst in den frühen Morgenstunden des nächsten Tages statt, bis spätestens 9 Uhr. Die »Bereitschaftsstellung« dauert demnach ungewöhnlich lange.

Die biseriale Anordnung, welche eine eigentümliche Mischform zwischen den sonst bekannten Äquatorialplatten und Metakinese darstellt, ist zwar schon von Matscheck genau beschrieben worden, ich muß aber genauer auf sie eingehen, da meine Befunde von seinen in etwas abweichen. Matscheck bildet in Fig. 47 *a* innerhalb jeder Einzelplatte zwölf langgestreckte, deutlich längsgespaltene und quergekerbte Chromosomen ab. Im Gegensatz hierzu habe ich zwölf kurze, etwas gekrümmte, quergekerbte Chromosomen gefunden, welche in diesem Stadium meist keinen sekundären Längsspalt erkennen lassen (Fig. 16). Herr Matscheck hatte die Liebenswürdigkeit, mir die betreffenden Präparate zu schicken und ich konnte auf diese Weise feststellen, daß die von mir gefundenen Chromosomen tatsächlich nur etwa $^2/_3$ der Größe der von Matscheck beschriebenen betragen.

Die Chromosomen hatten, wie gesagt, auf meinen Präparaten meist ein vollkommen kompaktes Aussehen. Nur die Querkerbe war immer deutlich zu erkennen (Fig. 16). Oft war sie so stark ausgeprägt, daß man den Eindruck von zwei durchaus getrennten Chromatinportionen hatte (Fig. 18 *a* und 18 *b*). In einzelnen Fällen konnte auch der sekundäre Längsspalt beobachtet werden (Fig. 17 *a* und *b*), in ähnlicher Weise, wie ihn Matscheck dargestellt hat. Irgendwelche Größenunterschiede der Chromosomen der biserialen Anordnung habe ich nicht konstatieren

können, demnach sind die Größenverschiedenheiten der diakinetischen Chromosomen wohl auf heterochrone Entwicklung zurückzuführen. Auf diesen Punkt werde ich bei der Beschreibung der biserialen Anordnung bei *Canthocamptus trispinosus* noch einmal zurückkommen. Des öfteren ließ sich eine Verteilung der Chromosomen in zwei gleiche Hälften erkennen. Vielleicht handelt es sich dabei um einen gonomeren Zustand (Fig. 16).

Die Bildung der Richtungskörper ist zuerst von Haecker und dann genauer von Matscheck beschrieben worden. Ich habe niemals Bilder gefunden, die dafür sprächen, daß in der zweiten Richtungskörperbildung die Querkerbe in Kraft trete. Vielmehr stimmen sie genau mit denen Matschecks, die ich auch habe nachprüfen können, überein, und ich deute die zweite Reifeteilung in Übereinstimmung mit ihm als Äquationsteilung.

Was nun den zweiten Entwicklungsmodus Haeckers anbetrifft, welcher noch in einem verhältnismäßig späten Stadium lange, in Form eines Knäuels oder Ringes angeordnete Chromosomen zeigt, so habe ich unter vielen hundert Tieren nur ein einziges Mal ein Weibchen gefunden, dessen Oviducteier Bilder lieferten, die den Haeckerschen Fig. 18—22 (1895) entsprachen. Daß es sich um eine ziemlich späte Diakinese handelt, geht aus dem prall gefüllten Oviduct, den großen Keimbläschen und Nucleolen, sowie der homogenen (nicht körnigen) Beschaffenheit der Chromosomen hervor. Diese liegen dabei alle an einer Seite und bilden annähernd eine Ringfigur. Einige befinden sich innerhalb dieses Ringes (Fig. 19 u. 20). Sehr interessant ist, daß in einzelnen Kernen eine Kreuzfigur sich vorfand, wie sie Gross für sämtliche Chromosomen bei *Syromastes* beschreibt. Wie diese, immer nur in Einzahl vorkommende Bildung zustande gekommen ist und was aus ihr wird, und ob sie den Kreuzen bei *Syromastes* entspricht, habe ich mit voller Sicherheit nicht feststellen können, indessen weist der in Fig. 21 abgebildete Kern auf den Entstehungsmodus mit großer Wahrscheinlichkeit hin. Außer der Kreuzfigur sind nämlich ferner zehn Doppelstäbchen vorhanden, und es wird also die Kreuzfigur offenbar von zwei ungewöhnlich großen Doppelchromosomen gebildet, welche hintereinander gelagert sind und deren gegeneinander gerichtete Enden armförmig ausgezogen sind. Man sieht also, daß bei diesem Modus die bei vielen andern Objekten hervortretende Tendenz zur diakinetischen Ring- und Kreuzbildung in einer besonders interessanten Form zum Durchbruch kommt.

Haecker gibt an, daß ihm dieser zweite Modus bei seinen im Spätherbst in Freiburg i. B. vorgenommenen Untersuchungen am häufigsten

begegnet sei, während ich, wie schon erwähnt, nur ein einziges Mal auf solche Figuren gestoßen bin. Vielleicht sind diese Bilder mit dem von MATSCHECK beschriebenen Modus der biserialen Anordnung, welcher ebenfalls durch lange Chromosomen ausgezeichnet ist und der offenbar in Württemberg wesentlich häufiger ist, als hier in Halle, in Zusammenhang zu bringen und darauf zurückzuführen, daß durch irgendwelche Lebensbedingungen: Witterung, Nahrung und dgl., Lokalvarietäten geschaffen wurden, die sich zwar nicht in grob morphologischen Dingen unterscheiden, wohl aber in dem Verhalten der empfindlicheren Zellsubstanzen. Auch BRAUN (1909) beschreibt ja für *Cyclops strenuus* zwei Entwicklungsmodi: bei der tümpelbewohnenden Sommerform sind elf biskuitförmige, deutlich quergekerbte Chromosomen in der biserialen Anordnung vorhanden, bei der Winterform dagegen sind es elf sehr schlanke, U-förmig gebogene Stäbchen. Diese verkürzen sich während der Reifungsteilung, so daß »bis zur Metakinese der zweiten Reifungsteilung normale Tetraden entstehen, die mit derjenigen des tümpelbewohnenden *C. strenuus* vollkommen übereinstimmen.« Eine Unterscheidung beider Formen ist dann nicht mehr möglich. Mit den hier von BRAUN beschriebenen Verhältnissen zeigen die beiden Entwicklungmodi von *Canthocamptus* eine um so größere Ähnlichkeit, als nach MATSCHECK auch bei dem langchromatigen Typus die Chromosomen während der zweiten Reifungsteilung eine gedrungene Form annehmen. Ähnlich wie bei *Cyclops strenuus* haben wir es also auch bei *Canthocamptus* wohl mit zwei Rassen zu tun, die sich nur in einem etwas verschiedenen Verhalten und durch eine verschiedene Form der Chromosomen unterscheiden. Von diesen beiden Formen scheint die eine mehr dem Süden anzugehören, während die andre im Norden vorherrscht.

Canthocamptus trispinosus.

Canthocamptus trispinosus ist zunächst durch seine Chromosomenzahl (elf Doppelstäbchen) von *C. staphylinus* unterschieden, außerdem zeigt er die Größenunterschiede der Chromosomen während der Diakinese besonders ausgeprägt. Es ist hier sogar eine gewisse Gesetzmäßigkeit vorhanden. Vor allem sind immer unter den elf Chromosomen zwei sehr große (Fig. 22 *c*, *gr*) und ein bedeutend kleineres Doppelstäbchen (Fig. 22 *b*, *i*) zu erkennen. Die andern nehmen eine mehr vermittelnde Stellung zwischen diesen beiden Extremen ein (Fig. 22 a—c). Sehr interessant ist das Verhalten der Chromosomen während der biserialen Anordnung. Auf Querschnitten sind die gewöhnlichen zwei »Platten« zu sehen (Fig. 23), dagegen weicht das Bild bei Polansicht wesentlich von

den Bildern bei *C. staphylinus* ab. Die Äquatorialplatte macht hier auf den ersten Anblick den Eindruck einer Synapsis, indem die einzelnen Chromosomen zu einem dichten Haufen zusammengeballt erscheinen (Fig. 24). Erst bei genauerem Betrachten kommt man dazu, die Einzelelemente wenigstens an der Peripherie zu erkennen. Die Chromosomen sind alle stark gekrümmt und mit den Enden s u b t e r m i n a l verklebt, wie Textfig. A zeigt.

Ein solches Verhalten der chromatischen Substanz während der biserialen Anordnung ist meines Wissens noch bei keinem Objekt beschrieben. Daß es kein Kunstprodukt ist, geht daraus hervor, daß ich nie andre Bilder zu Gesicht bekommen habe, selbst bei den verschiedensten Konservierungsflüssigkeiten. Ich habe eine sehr große Zahl von Individuen und von verschiedenen Fundorten daraufhin untersucht, aber stets immer dasselbe Resultat gefunden. In frisch abgelegten Eiern ist das Aussehen der Doppelplatten das gleiche, nur daß die Einzelplatten weiter auseinandergerückt sind. Erst in den Anaphasen sind die einzelnen Chromosomen deutlich zu erkennen (Fig. 25 u. 26). Man zählt deren in jeder Platte elf längsgespaltene und quergekerbte. Auch sie zeigen noch die auffallenden Größenunterschiede der diakinetischen Stadien: zwei große, ein sehr kleines und die übrigen vermittelnd (Fig. 25). Die ersten Angaben über solche »graded series« hat MONTGOMERY (1901) gemacht. Sie sind bei andern Objekten von einer Reihe von Autoren bestätigt worden, besonders von WILSON. Andre Forscher führen diese Größenunterschiede nicht auf wirkliche Quantitätsunterschiede der Chromosomen, sondern auf ein ungleich rasches Wachstum, also auf eine heterochrone Entwicklung derselben zurück, so z. B. HELEN KING und GRÉGORY (vgl. auch HAECKER, 1907). Auch VEJDOVSKY (1907) spricht sich wie folgt aus: »Wenn wir in den Anaphasen der ersten Reifung die Dyaden aus gleich großen und gleich gestalteten Chromosomen bestehend wiederfinden, so sind die erwähnten Unterschiede der Dyaden in den Metaphasen auf ungleich rasch vor sich gehende Entwicklung der Chromosomen in den Prophasen zurückzuführen.« Für eine solche Erklärung sprechen sicher die Befunde bei *Canthocamptus staphylinus*. Anders ist es aber wohl hier bei *C. trispinosus*, denn s e l b s t i n d e n A n a p h a s e n sind die Größenunterschiede noch genau so stark ausgeprägt wie in der Diakinese. Vielleicht kann man diese Größenverschiedenheiten, im Zusammenhang mit

Textfig. A.



der Zahl 11, mit HAECKER auf einen »allmählichen Abbau und eine schließliche Elimination einzelner Chromosomen im Laufe der Phylogenie« zurückführen, so daß in diesem Falle wirkliche Größenverschiedenheiten, die eben durch diesen Abbau hervorgerufen werden, vorhanden sind. Die Zahl 11 zeigen noch zwei andre Copepoden *Cyclops strenuus* und *C. insignis*. Bei dem letzteren ist gleichfalls auf den Metaphasen ein Größenunterschied der Chromosomen zu bemerken (BRAUN).

Nitocra hibernica.

Nitocra hibernica ist wegen seiner relativen Seltenheit, seiner geringen Körpergröße und wegen der außerordentlichen Kleinheit der Zellen wenig für cytologische Untersuchungen geeignet. Die diakinetischen Stadien zeigen dieselben Bilder wie die bei den andern Arten. Nur scheint es ähnlich wie z. B. bei *Cyclops viridis* (MATSCHEK), zur Bildung eines eigentlichen Keimbläschenstadiums zu kommen, in welchem infolge einer geringeren Färbbarkeit der chromatischen Substanz die Chromosomen vorübergehend undeutlich werden. Trotz ihrer Kleinheit ist die biseriale Anordnung äußerst klar und deutlich. Sie zeigt acht fast kugelförmige, deutlich sekundär längsgespaltene Chromosomen (Fig. 27, Seitenansicht; Fig. 28, Polansicht einer Platte). Eine Querkerbe ist nicht zu erkennen.

c) Atypische Funde.

Außer diesen normalen Bildern kamen mir vereinzelt sehr merkwürdige zu Gesicht, die nicht ohne weiteres zu deuten oder einzureihen sind. Ein Weibchen von *Canthocamptus staphylinus* mit vollkommen gefülltem Oviduct ergab folgende sonderbare biseriale Anordnung. Die Chromosomen waren alle untereinander mit den Enden verklebt, so daß Dreiecks- und unregelmäßige Vierecksfiguren entstanden (Fig. 29 u. 30). Das Bild erinnert einigermaßen an die Verhältnisse bei *C. trispinosus* (Fig. 24). Wieder ganz anders war die biseriale Anordnung bei zwei weiteren Exemplaren von *C. staphylinus*. Die Chromosomen zeigten einen sehr breiten sekundären Längsspalt, so daß sie fast den Eindruck eines diakinetischen Doppelstäbchens machten (Fig. 31 u. 32). Dazu waren die beiden Enkelhälften sehr lang und dünn. Eine tonnenfigurähnliche metakinetische Phase fand sich in einem Eisack eines Weibchens von *C. staphylinus* (Fig. 33). In diesem Falle handelt es sich wohl bestimmt um eine pathologische Erscheinung, denn einzelne Eier des Eisacks enthielten das Chromatin in dicken Klumpen zusammengeballt, also deutlich degeneriert. — Ziemlich häufig fand sich auch ein vollkommener Zerfall sämtlicher Oviducteier. Der Dotter erhält dabei ein grobkörniges

stark färbbares Aussehen. Manchmal sind noch einzelne Kerne zu erkennen, meist sind diese aber ganz verschwunden. Möglicherweise spielen dabei Parasiten eine Rolle.

d) Der Nucleolus.

Bezüglich der Funktion des Nucleolus in der Zelle herrschen vornehmlich zwei Anschauungen. Die eine (O. Hertwig u. a.) nimmt an, daß die Nucleolen zum Aufbau der Chromosomen dienen (also eine Art Transporthypothese), die andre (V. Haecker u. a.), hält den Nucleolus nur für ein »Stoffwechselprodukt des Kernes, dessen Erzeugung in einem gewissen Abhängigkeitsverhältnis zur Intensität der vegetativen Leistungen von Kern und Zelle steht« (Kernsecrethypothese). Ich glaube nun Bilder gefunden zu haben, die für diese letztere Ansicht zu sprechen scheinen.

Ist der Nucleolus wirklich ein secretartiges Stoffwechselprodukt des Kernes, welches nicht direkt zum Aufbau der Chromosomen beiträgt, so ist zu erwarten, daß er mit dem Wachstum des Kernes und der Chromosomen ebenfalls eine Größenzunahme erfährt, und daß insbesondere zur Zeit der endgültigen Ausbildung und Kondensierung der Chromosomen keine wesentliche Verringerung seines Volumens eintritt. Nun kann man tatsächlich bei *Canthocamptus* den Nucleolus von der Präsynapsis an durch alle Stadien bis zur biserialen Anordnung verfolgen und in gleicher Weise wie den Kern an Größe zunehmen sehen. Auch das vorübergehende Auftreten von Kernkörper-Vacuolen hat, soviel ich sehe, keine Größenverminderung, etwa durch Ausstoßung der Vacuolen im Gefolge, vielmehr zeigt der Nucleolus während des schnellen Wachstums der Zelle und des Kernes in der frühen Diakinese, am Ende der mittleren Diakinese und am Anfang der späten Diakinese, wo keine Vacuolen zu sehen sind, gegenüber dem Anfangsstadium eine bedeutende Größenzunahme. Erst nachdem sich die stark verkleinerten Chromosomen in die biseriale Anordnung eingestellt haben und von einem Wachstum der Chromosomen nicht mehr die Rede sein kann, beginnen die eigentlichen Auflösungserscheinungen am Nucleolus. Der Nucleolus selbst ist dann an der gegen die Doppelplatte gerichteten Seite etwas abgeplattet und zeigt vielfach eine bohnenförmige Gestalt und in seinem Innern zahlreiche oder mehrere große Vacuolen (Fig. 12 u. 13). Oft sind auch zwei Nucleolen vorhanden, von denen der eine aus dem andern herausgeflossen zu sein scheint, wie das schon Haecker (1892, Taf. XIX, Fig. 7) beobachtet hat. Der zweite ist meist etwas heller gefärbt. Nun beginnt die eigentliche Auflösung (Fig. 14 *a* u. *b* und Fig. 15). Man sieht noch

einen stark verkleinerten knopf- oder kegelförmigen Nucleolus, von welchem sich ein dunkler Strom von Flüssigkeit in den Kernraum zu ergießen scheint. Dieser Strom teilt sich zuweilen und umfließt von beiden Seiten her die Chromosomen (Fig. 14 *a* u. 14 *b*). Die freien Enden erscheinen verwaschen, wohl ein Zeichen für die Vermischung von Kernsaft und Nucleolarflüssigkeit. Zur Zeit, wenn die Äquatorialplatte vollkommen ausgebildet und die Membran aufgelöst ist, erscheint dann der ganze Kernraum gleichmäßig dunkel gefärbt (Fig. 16). Meines Erachtens sprechen diese Befunde entschieden dagegen, daß die Substanz des Nucleolus bei der Ausbildung der Chromosomen eine Verwendung findet. Viel eher sprechen sie für die Richtigkeit der Kernsecrethypothese.

Literaturverzeichnis.

Arnold, G. 1909. The nucleolus and microchromosomes in the spermatogenesis of Hydrophilus piceus L. Arch. f. Zellforsch. Bd. II.

Bonnevie, K. 1906. Untersuchungen über Keimzellen. I. Beobachtungen an den Keimzellen von Enteroxenos östergreni. Jena. Z. Naturw. Bd. XLI.

—— 1908. Chromosomenstudien. Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

—— 1909. Chromosomenstudien. II. Heterotypische Mitose als Reifungscharakter. Nach Untersuchungen an Nereis limbata Ehlers, Thalassema mellita Conn. und Cerebratulus lacteus Hubr. Arch. f. Zellforsch. Bd. II.

Brauer. 1909. Die Süßwasserfauna Deutschlands. (C. van Douwe: Copepoda.) Jena.

Braun, H. 1909. Die specifischen Chromosomenzahlen der einheimischen Arten der Gattung Cyclops. Arch. f. Zellforsch. Bd. III.

Claus, C. 1863. Die freilebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands, der Nordsee und des Mittelmeers. Leipzig.

Dingler, M. 1910. Über die Spermatogenese des Dicrocoelium lanceatum Stil. et Hass (Distomum lanceolatum). Arch. f. Zellforsch. Bd. IV.

Duesberg, I. 1908. Les divisions des spermatocytes chez le Rat. Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

Fick, R. 1908. Zur Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

Goldschmidt, R. 1908 a. Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des Dicrocoelium lanceolatum. Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

—— 1908 b. Ist eine parallele Chromosomenkonjugation bewiesen? Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

—— 1908 c. Die Chromatinreifung der Geschlechtszellen des Zoogonus mirus Lss. und der Primärtypus der Reduktion. Arch. f. Zellforsch. Bd. II.

Grégoire, V. 1910. Les cinèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus méiotique (second mémoire). Cellule. Tome XXVI.

Gross, I. 1904. Die Spermatogenese von Syromastes marginatus L. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XX.

—— 1906. Die Spermatogenese von Pyrrhocoris apterus L. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXIII.

Haecker, V. 1892 a. Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrb. Anat. Bd. V.

—— 1892 b. Die heterotypische Kernteilung im Cyclus der generativen Zellen. Bericht Naturforsch. Gesellsch. Freiburg i. B. Bd. IV. Hft. 4.

—— 1895. Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVI.

—— 1899. Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena.

—— 1902. Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jena. Z. Naturw. Bd. XXXVII.

—— 1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebn. Fortschr. Zool. Bd. I.

—— 1910. Ergebnisse und Ausblicke in der Keimzellenforschung. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. III.

Henderson, W. D. 1907. Zur Kenntnis der Spermatogenese von Dytiscus marginalis L., nebst einigen Bemerkungen über den Nucleolus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVII.

Hertwig, O. 1901. Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere. (Waldeyer: Geschlechtszellen.) Bd. I.

Jörgensen, M. 1909. Untersuchungen über die Eibildungen bei Nephilis vulgaris Moquin Tandon (Herpobdella atomaria Carena). Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

—— 1910. Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen (Syconen). Arch. f. Zellforsch. Bd. IV.

Korschelt, E. und K. Heider. 1903. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. Jena.

Kühn, A. 1908. Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren Daphnia pulex De Geer und Polyphemus pediculus De Geer. Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

Lérat, P. 1905. Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du Cyclops strenuus. Cellule. Tome XXII.

Mc. Gill, C. 1906. The behavior of the nucleoli during oogenesis of the Dragon-fly with especial reference to synapsis. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXIII.

Marcus, H. 1906. Ei- und Samenreife bei Ascaris canis (Werner) (Ascaris mystax). Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXVIII.

Matscheck, H. 1910. Über Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Arch. f. Zellforsch. Bd. IV.

Meves, Fr. 1908. Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

Montgomery, Th. H. jr. 1900. The spermatogenesis of Peripatus (Peripatopsis) Balfouri up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XIV.

—— 1909. On morphological difference of the chromosomes of Ascaris megalocephala. Arch. f. Zellforsch. Bd. II.

Moroff, Th. 1908. Oogenetische Studien. I. Copepoden. Arch. f. Zellforsch. Bd. II.

Paulmier, F. C. 1899. The spermatogenesis of Anasa tristis. Journ. of Morph. Vol. XV. suppl.

Rückert. 1893. Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte. Hft. IV.

—— 1894. Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. Ergebn. d. Anat. und Entw.-Gesch. Bd. III.

Schäfer, Fr. 1907. Spermatogenese von Dytiscus. Ein Beitrag zur Frage der Chromatinreduktion. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXIII.

Schleip, W. 1906. Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Planaria gonocephala Dug. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXIII.

—— 1908. Vergleichende Untersuchungen der Eireifung bei parthenogenetisch und bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostracoden. Arch. f. Zellforsch. Bd. II.

Schmeil, O. 1892/96. Deutschlands freilebende Süßwassercopepoden. II. Teil. Harpacticidae. Bibl. Zoolog.

Schoenfeld, H. 1901. La spermatogénèse chez le Taureau et chez les Mammifères en général. Arch. de Biolog. Tome XVIII.

Schreiner, A. und K. E. 1905. Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa. Arch. de Biolog. Tome XXI.

—— 1906 a. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Tomopteris onisciformis. Arch. de Biolog. Tome XXII.

—— 1906 b. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. II. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa (Laur.). Spinax niger (Bonap.) und Myxine glutinosa (L.). Arch. de Biolog. Tome XXII.

Vejdovsky, Fr. 1907. Neue Untersuchungen über Reifung und Befruchtung. Kgl. Böhm. Gesellsch. d. Wissenschaften in Prag.

Winiwarter, H. v. 1909. Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). Arch. de Biolog. Tome XVII.

Wolf, E. 1905. Die Fortpflanzungsverhältnisse der einheimischen Süßwassercopepoden. Zool. Jahrb. Systematik. Bd. XXII.

Figurenerklärung.

Tafel VII—IX.

Alle Figuren mit Abbeschem Zeichenapparat auf Tischhöhe projiziert. Reichert. Apert. 1,30 und Compensationsoculare.

Figur 1—21. *Canthocamptus staphylinus.*

Fig. 1 u. 2. Vermehrungsperiode und Synapsiszone. Obj. 1/12. Oc. 4.

Fig. 1. Ovarium mit den beiden Endzipfeln. *ur* = Ureikerne, *od* = oogoniale Diakinesen, *pr* = Präsynapsis, *s* = Synapsis, *ps* = Postsynapsis, *b* = Bukettstadium.

Fig. 2. Ovariumabschnitt. *od* = oonogiale Diakinese, *pr* = Präsynapsis, *s* = Synapsis, *ps* = Postsynapsis, *m* = Mitose.

Fig. 3*a*—11. Diakinese. Obj. 1/12. Comp.-Oc. 8.

Fig. 3*a* u. 3*b*. Frühe Diakinese. Strepsinema.

Fig. 4. Mittlere Diakinese. Sternfigur.

Fig. 5. Mittlere Diakinese. Ringfigur.

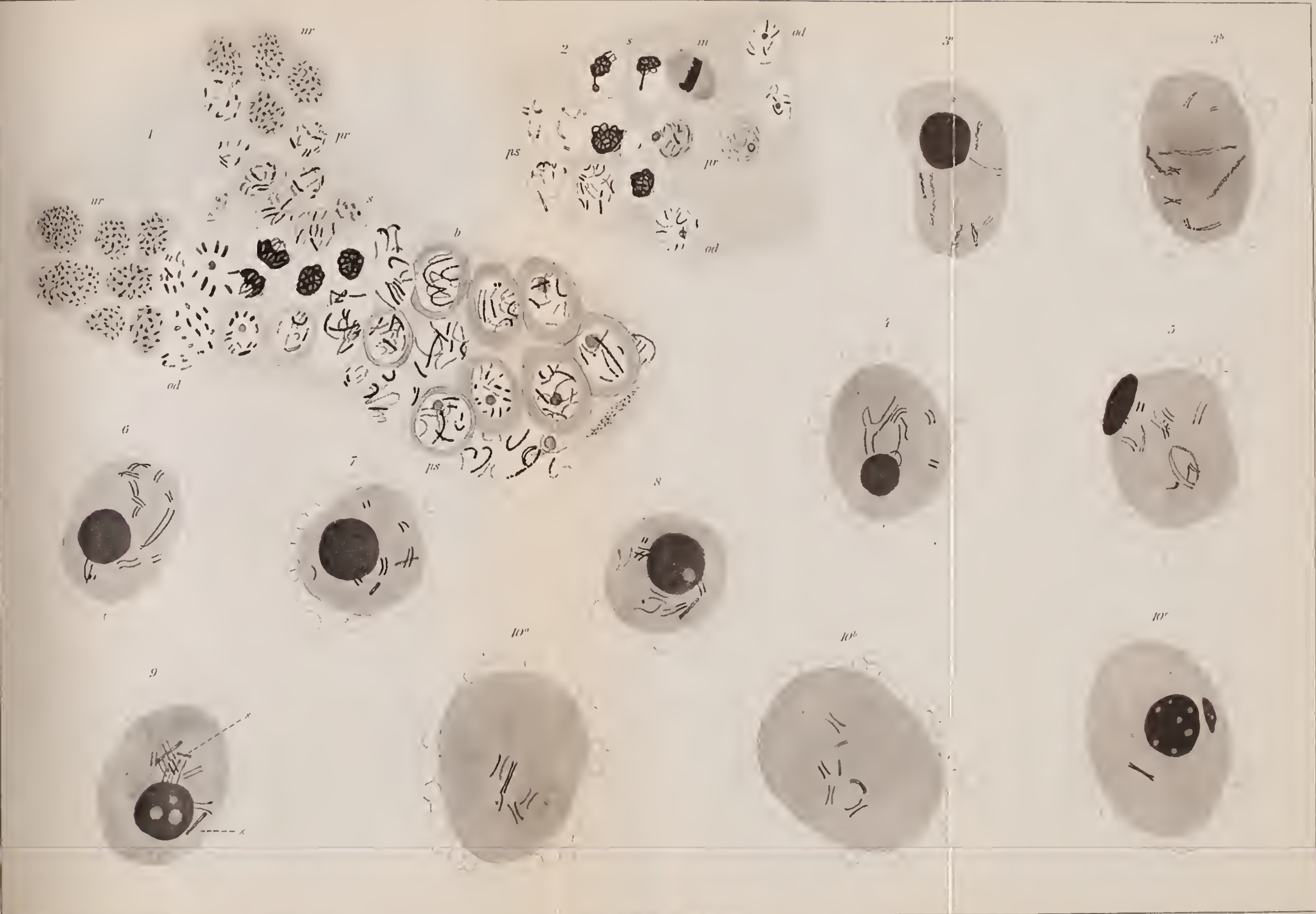
Fig. 6 u. 7. Entwicklungsverschiedenheit der Chromosomen. Fig. 6: Chromiolen; Fig. 7: konzentrierte Chromosomen.

Fig. 8 u. 9. »Sonderchromosomen«. Fig. 8: ein einzelnes ungespaltenes; Fig. 9: drei ungespaltene (Größenunterschied).

Fig. 10*a*—10*c*. Zählung der Doppelstäbe: 12 × ein Chromosomenpaar. Sekundärer Längsspalt.

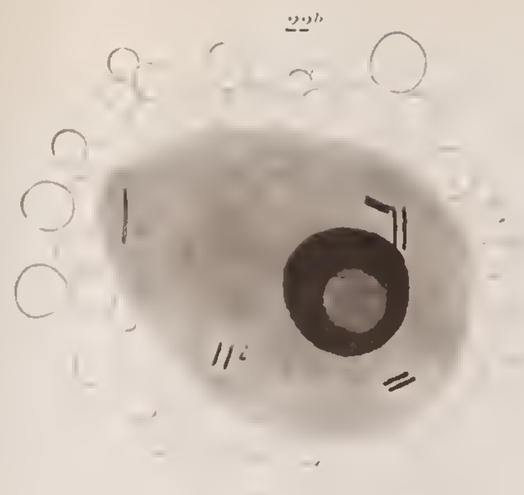
Fig. 11. Späte Diakinese. Sekundärer Längsspalt (Tetraden). Zwei Nucleolen.

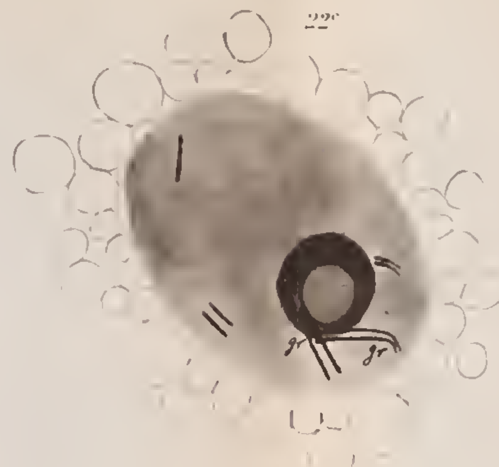
Fig. 12—18*b*. Biseriale Anordnung. Obj. 1/12. Comp.-Oc. 12.


nr
2
s
m
od
3a
3b
1
pr
ps
pr
nr
s
b
od
od
4
5
6
7
8
ps
10a
10b
10c
9
x
x

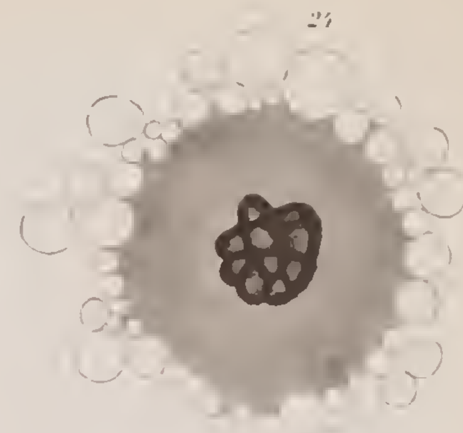


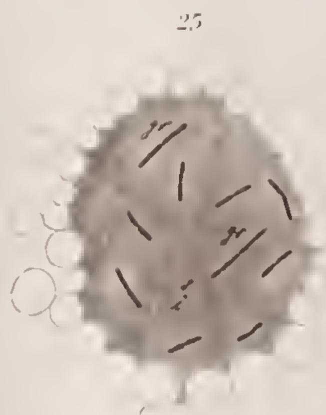
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

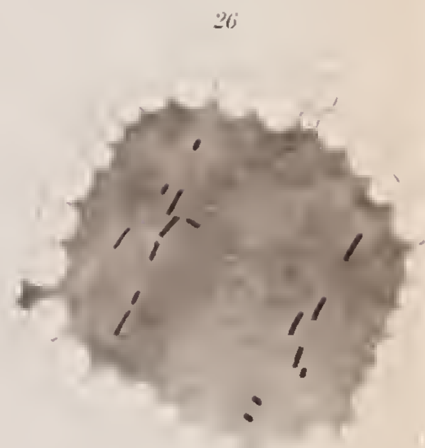

22b


22c
gr
gr

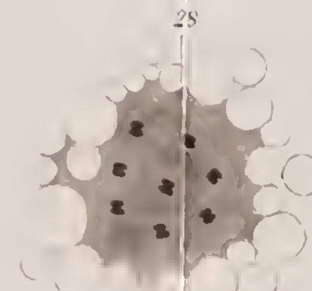

23


24


25
gr
gr

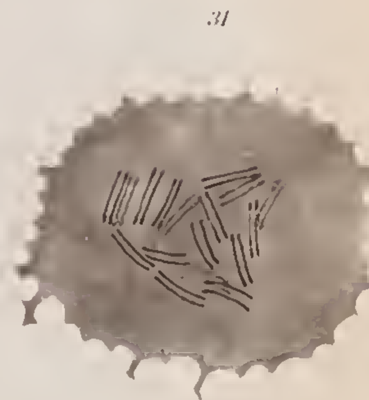

26

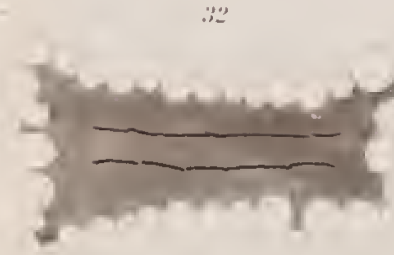

27


28


29


30


31


32


33

Fig. 12 u. 13. Kernmembran und Nucleolus erhalten. Fig. 12: Querschnitt, Nucleolus ausgehöhlt; Fig. 13: Polansicht.

Fig. 14*a*—15. Kernmembran aufgelöst. Nucleolus in Auflösung. Fig. 14*a* u. 14*b*: Polansicht; Fig. 15: Querschnitt.

Fig. 16. Biseriale Anordnung: 12 Chromosomen. Gonomerie.

Fig. 17*a* u. 17*b*. Sekundärer Längsspalt.

Fig. 18*a* u. 18*b*. Querkerbe.

Fig. 19—21. Diakinese. Zweiter Modus. Obj. 1/12. Comp.-Oc. 8.

Fig. 19 u. 20. Ringfigur der Chromosomen.

Fig. 21. Kreuzbildung.

Figur 22*a*—26. *Canthocamptus trispinosus.*

Fig. 22*a*—22*c*. Diakinese. 11 Chromosomen. Größenverschiedenheit. Sekundärer Längsspalt. *gr* = die beiden großen, *i* = das kleine Chromosom. Obj. 1/12. Comp.-Oc. 12.

Fig. 23 u. 24. Biseriale Anordnung im Oviduct. Obj. 1/12. Comp.-Oc. 12.

Fig. 23. Querschnitt.

Fig. 24. Polansicht (synapsisähnlich).

Fig. 25 u. 26. Anaphase I. Obj. 1/12. Comp.-Oc. 12.

Fig. 25. Polansicht. 11 Chromosomen. Querkerbe. *gr* = die beiden großen, *i* = das kleine Chromosom.

Fig. 26. Querschnitt. Sekundärer Längsspalt.

Figur 27 u. 28. *Nitocra hibernica.*

Fig. 27 u. 28. Biseriale Anordnung. Obj. 1/12. Comp.-Oc. 12.

Fig. 27. Querschnitt.

Fig. 28. Polansicht. 8 Chromosomen.

Figur 29—33. Atypische Funde.

Fig. 29 u. 30. *Canthocamptus staphylinus.* Biseriale Anordnung. Verschmelzung der Chromosomen. Obj. 1/12. Comp.-Oc. 12.

Fig. 29. Querschnitt.

Fig. 30. Polansicht.

Fig. 31 u. 32. *C. staphylinus.* Biseriale Anordnung. Sekundärer Längsspalt stark ausgeprägt. Dünne Chromosomen. Obj. 1/12. Comp.-Oc. 12.

Fig. 31. Polansicht.

Fig. 32. Querschnitt.

Fig. 33. Eisackei. *C. staphylinus.* Tonnenfigur. Obj. 1/12. Comp.-Oc. 12.

Chromosomenstudien.

III. Chromatinreifung in Allium cepa (♂).

Von

Kristine Bonnevie
(Kristiania).

Mit Tafel X—XIII.

Nach eingehender Untersuchung der Reifungsmitosen, und nach einem Vergleiche derselben sowohl unter sich als mit der somatischen Mitose, habe ich in einer Reihe von Arbeiten (1907, 1908 a—b) die Auffassung hervorgehoben, daß die beiden Reifungsteilungen, ihrem äußeren Verlauf nach, von den vegetativen Mitosen nicht wesentlich verschieden seien. Die heterotypischen Charaktere der ersten Reifungsteilung, die für eine Auffassung derselben als eine Reduktionsteilung eine so große Rolle gespielt haben, seien nur als Begleiterscheinungen der in den jungen Oo- bzw. Spermatocyten erfolgenden Chromosomenkonjugation aufzufassen; die Entscheidung aber, ob die Reifungsteilungen in der Zahlenreduktion der Chromosomen überhaupt beteiligt sind, sei nicht in diesen Mitosen selbst, sondern auf einem früheren Stadium zu suchen. »Wenn in einem Objekt der Beweis geliefert werden kann, daß jedes der zu einem Paare konjugierten Chromosomen seine Selbständigkeit völlig bewahrt hat, dann — aber auch nur dann — ist in diesem Objekt die notwendige Vorbedingung für eine Reduktionsteilung gegeben. — Wenn aber die Vereinigung der beiden Chromosomen auf irgendeinem Stadium genügend intim gewesen ist, um einen Austausch ihrer Teile zu erlauben, dann läßt sich nicht mehr entscheiden, ob die später sich trennenden Hälften der bivalenten Chromosomen dieselben sind, die früher konjugiert haben. Wir wissen dann nicht, ob eine völlige Verschmelzung beider Chromosomen oder nur ein Austausch ihrer Teile stattgefunden hat; wir haben

auch kein Mittel zu entscheiden, ob etwa selbständig gebliebene Teile beider Konjuganten in der ersten Reifungsteilung oder in einer späteren Mitose wieder voneinander abgespalten werden« (Bonnevie, 1908 b, S. 271).

Natürlich ist es mir, nachdem ich zu dieser Auffassung gelangt war, darum zu tun gewesen, ein Objekt zu finden, in welchem diese für die ganze Reifungsfrage so wichtigen Stadien genügend klar zum Vorschein treten, um von dem äußeren Verhalten der Chromosomen während der Reifungsperiode ein unzweideutiges Bild abgeben zu können. — Aus verschiedenen Gründen bin ich bei meiner Umschau nach einem solchen Objekt an *Allium cepa* stehen geblieben: erstens waren mir nicht nur aus Literaturangaben, sondern auch aus eigener Erfahrung die großen Zellen und Chromosomen dieser Art bekannt; zweitens habe ich es für wichtig gehalten, ein Objekt zu benutzen, mit dessen vegetativen Mitosen ich schon früher vertraut war (Bonnevie, 1908 a), und drittens schien mir eine erneute Untersuchung der Reifungsvorgänge in *Allium* um so viel mehr wünschenswert, als eben diese Art zu wiederholten Malen als eine sichere Stütze des »heterohomeotypischen« Schemas angeführt worden ist (Berghs 1904, Grégoire 1907 u. a.), ohne daß mir die hervorgelegten Resultate einen solchen Schluß zu rechtfertigen scheinen.

Damit ich, als Zoologe, auf dem mir fremden Gebiet der Blütenentwicklung nicht irre gehen sollte, habe ich von dem ersten Erscheinen der Blütenknospen an während ihrer ganzen weiteren Entwicklung eine kontinuierliche Reihe von Schnittserien verfertigt, zuerst durch den gesamten Blütenstand, auf späteren Stadien durch einzelne Blüten und zuletzt nur durch die aus diesen herausdifferenzierten Pollenträger.

Durch eine solche eingehende Untersuchung nicht nur der Reifungsperiode selbst, sondern auch der ihr vorangehenden Stadien, habe ich die beste Gelegenheit gehabt, die Eigentümlichkeiten der Reifungsperiode im Lichte und gegen den Hintergrund der aus den somatischen Mitosen derselben Art bekannten Verhältnisse zu studieren.

Meine Beobachtungen werden unter der folgenden Gruppierung beschrieben und diskutiert werden:

Kap. A. **Beobachtungen.**

I. Somatische Zellen.

II. Pollenmutterzellen.

Telophase, »Ruhestadium«, Einleitung zur Prophase.
Chromosomenkonjugation.

Kap. A. Beobachtungen.

Mein Material wurde in FLEMMINGscher Flüssigkeit fixiert und teils mit Safranin, teils mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin gefärbt.

Die sechs Pollenträger einer *Allium*-Blüte mit je vier Pollensäcken geben ein vorzügliches Material ab, nacheinander folgende Stadien der Reifung zu studieren, indem sie sich wohl annähernd, nicht aber ganz parallel entwickeln. In jedem der vier Säcke eines Pollenträgers und in jedem der sechs Pollenträger einer Blüte lassen sich daher oft verschiedene, einander jedoch recht nahestehende Stadien der Pollenreifung nachweisen — ja man kann sogar in den beiden Enden eines Pollensacks zuweilen verschiedene Stadien vorfinden. — Die relative Dauer einzelner Stadien läßt sich aus ihrem Vorkommen innerhalb eines oder mehrerer Pollensäcke derselben Blüten auch annähernd beurteilen.

Während der ersten Entwicklung der Pollenträger findet, wie zu erwarten wäre, in ihrem Innern eine sehr lebhafte Zellteilung statt. Die

hier vorkommenden Zellen, die übrigens von andern Zellen der Blütenknospe nicht verschieden sind, habe ich als direkte Vorläufer der Pollenmutterzellen für meine Untersuchung der somatischen Mitosen zugrunde gelegt.

I. Somatische Mitosen.

Im ruhenden Kern einer Pollensackzelle (Fig. 1) sehen wir ein feines Gerüst von Fädchen, die mit Safranin hellrot, mit Eisenhämatoxylin grau gefärbt werden, die also allem Anschein nach chromatisch sind. Dies Fadengerüst scheint im ganzen Kernraum verteilt zu sein; eine Anzahl Fädchen stehen jedoch immer mit einem an der einen Seite des Kernes oberflächlich gelegenen Chromatinknoten in Verbindung, indem sie von dessen Oberfläche radiär ausstrahlen. — Im Innern des Kernes sieht man auch noch einen oder zwei Nucleolen, die im Gegensatz zum Chromatinknoten eine glatt abgerundete Oberfläche haben, und die ohne Verbindung mit den Chromatinfädchen an beliebigen Stellen des Kernes gelegen sind.

Das erste Zeichen einer herannähernden Prophase ist in einer eigentümlichen Auflockerung des Chromatingerüstes zu erkennen (Fig. 2); einzelne Fädchen, von denen jedes durch scharfe Zickzackbiegungen geknickt oder spiralig gebogen ist, nehmen an Färbbarkeit zu und treten so gegen die zwischen ihnen gelegenen, an Färbbarkeit abnehmenden, Teile des Gerüstes immer schärfer hervor. — Bald sieht man (Fig. 3) alles Chromatin des Kernes in einer Anzahl Spiralfäden gesammelt, die immer noch vom Chromatinknoten radiär ausstrahlen, aber unter sich ganz frei und unabhängig erscheinen.

Die weitere Entwicklung der Prophase ist in Fig. 3—6 dargestellt worden. Man sieht die Chromatinfädchen dicker und stärker färbbar werden, während ihre scharfen Knickungen mehr wellig abgerundet sind. — Im Bereich des Chromatinknotens sieht man auch wichtige Veränderungen sich abspielen. Die Chromatinfäden, die auf früheren Stadien an der Oberfläche des Chromatinknotens befestigt schienen, lassen sich jetzt immer weiter gegen sein Centrum hinein verfolgen (Fig. 5), während die zwischenliegenden Teile des Knotens allmählich schwinden. Zuletzt wird der Rest des Chromatinknotens vollständig aufgelöst (Fig. 6), indem aus demselben die Spitzen einer Anzahl V-förmig gebogener Chromosomen hervorgehen.

Die Identität der in Fig. 6 abgebildeten Chromatinfäden mit den Chromosomen der zunächstfolgenden Mitose läßt sich durch einen Vergleich mit späteren Stadien ohne Schwierigkeit feststellen; sie geben

nur ihre polare Anordnung auf, werden längsgespalten und an die Spindel befestigt (Fig. 8—11). — Es ist daher von bedeutendem Interesse, daß auch ihre Genese bis auf das Stadium des Kernnetzes zurück verfolgt werden konnte; die beiden Arme eines solchen V-förmig gebogenen Chromosoms haben sich ja nämlich mit je einem der aus dem Kernnetz herausdifferenzierten Spiralfädchen als identisch erwiesen (Fig. 2—6).

Der Querschnitt der selbständig gewordenen Chromosomen ist rund oder oval und zeigt in gewissen Zellen eine innere Differenzierung, wie ich sie schon früher für die Wurzelzellen beschrieben habe (Bonnevie 1908a), mit einem dunkel gefärbten Umkreis und in der Mitte des helleren Innenraums eine punktförmig erscheinende Chromosomenachse[1]) (Fig. 7).

Ein weiterer Punkt von Interesse ist in dem Verhalten der beiden Längshälften der Chromosomen zu ersehen. — Die spiralige Drehung der Chromatinfäden, die in der frühen Prophase so deutlich zum Vorschein trat, ist mit der Volumzunahme der Chromosomen immer weniger auffallend geworden (Fig. 2—6). Stellenweise läßt sie sich doch immer noch deutlich nachweisen, und sehr oft scheinen die ungespaltenen Chromosomen um ihre eigene Achse gedreht zu sein. Während und nach der Längsspaltung der Chromosomen macht sich ihre Spiraldrehung wieder deutlich und zwar als eine vielfach wiederholte Überkreuzung der beiden Tochterfädchen geltend. — Dieser Zustand erhält sich auch während der Verkürzung der Chromosomen; in der späten Prophase finden wir daher die aus der Prophase der ersten Reifungsteilung so wohl bekannten, seilförmig gewundenen Chromosomen vor (Fig. 10). Mit der weiteren Verkürzung der Chromosomen nimmt auch die Zahl der Überkreuzungen ihrer Tochterfäden ab, so daß zur Zeit ihrer Befestigung an die Spindel nur ein oder zwei derselben übrig sind (Fig. 11).

Die Insertion der Chromosomen ist eine mediane, und die V-förmigen Tochterchromosomen werden in bekannter Weise voneinander getrennt (Fig. 12 u. 13). Nach einer vorübergehenden dichten Annäherung der Chromosomen wird unter Anziehung hyaliner Flüssigkeit der junge Kern gebildet (Fig. 14).

Die Entwicklung eines solchen Kernes bis zu dem Stadium des

---

[1]) Eine solche Differenzierung ist in meinen Präparaten der Blütenknospen nicht so häufig sichtbar, wie in den Wurzelzellen; ihr stellenweises Auftreten auch in den Blüten deutet aber darauf hin, daß dieser Unterschied nicht im Material selbst, sondern in der Fixierung oder Färbung seinen Grund hat.

feinen Kernnetzes, mit dem wir unsre Beschreibung angefangen haben, bietet für die Lehre der Chromosomenindividualität mehrere Punkte von Interesse.

Die V-förmigen Tochterchromosomen behalten im jungen Kern ihre Lage bei, mit allen Spitzen gegen den oberen Kernpol und mit allen freien Enden gegen den unteren der Schwesterzelle zugewandten Pol gerichtet. Die Chromosomen bleiben aber nicht unter sich frei, sondern ihre am oberen Kernpol gelegenen Spitzen treten miteinander zur Bildung eines großen kompakten Chromatinknotens in Verbindung. Die V-Form jedes einzelnen Chromosoms wird dadurch verborgen, indem die freien Enden desselben vom Rande des Chromatinknotens radiär auszustrahlen scheinen.

Die Ähnlichkeit eines solchen kleinen Telophasenkerns (Fig. 14) mit dem oben beschriebenen, viel größeren Kern der Prophase (Fig. 5), in welchem die Chromosomen von ihrer gegenseitigen Verbindung im Chromatinknoten noch nicht gelöst waren, ist so auffallend, und die Geschichte der Chromatinfäden ist in beiden so spiegelbildlich übereinstimmend, daß für den Gedanken an eine nur zufällige Ähnlichkeit hier kein Platz zu finden wäre.

Die radiär ausstrahlenden Fäden des Telophasenbildes sind aus den V-förmigen Tochterchromosomen der vorhergehenden Mitose direkt entstanden und bilden selbst wieder die Grundlage für die Entwicklung eines Kerngerüstes. — Die vom Chromatinknoten radiär ausstrahlenden Fädchen des Prophasenbildes, die auf den Fädchen des Kerngerüstes zurückverfolgt werden konnten, haben sich auf der andern Seite als die Arme V-förmig gebogener Chromosomen der folgenden Mitose erwiesen. — Die regelmäßige V-Form dieser Prophasenchromosomen, die meistens schon vor ihrer Befestigung an die Spindel aufgegeben wird, kann nicht als eine Vorbereitung zur nachfolgenden Mitose aufgefaßt werden. Mit Kenntnis ihrer Vorgeschichte wird man sie aber als eine von den Chromosomen der vorhergehenden Mitose in Erbe genommene Form erklären müssen.

Dieser Gedanke, der ja schon vor 25 Jahren von Rabl (1885) ausgesprochen wurde, findet in der weiteren Entwicklung des jungen Telophasenkerns eine volle Bestätigung. — Man sieht hier nämlich in den Chromosomen denselben Vorgang sich abspielen, den ich schon früher (1908a) nicht nur für die Wurzelzellen von *Allium*, sondern auch für *Ascaris* und *Amphiuma*, als eine Verjüngung der Chromosomen beschrieben habe.

In jedem einzelnen Chromosom wird jetzt ein dünner, oberflächlich gelegener, chromatischer Spiralfaden herausdifferenziert, während die zwischen den Spiralwindungen befindliche Substanz allmählich ihre Färbbarkeit verliert und zuletzt vollständig schwindet (Fig. 15 u. 16). Zahlreiche Anastomosen werden zwischen einander naheliegenden Spiralfäden gebildet — zuerst nur als feinste achromatische Fädchen, die aber bald auf Kosten der Spiralfäden chromatisch werden.

Noch eine Zeitlang kann man die ursprüngliche Lage der Chromosomen als dunklere, vom Chromatinknoten ausstrahlende Radien des Kernnetzes erkennen (Fig. 17); bald werden aber auch diese so chromatinarm, daß der ganze Kern jetzt von einem gleichmäßigen, aus den verjüngten Chromosomen und ihren Anastomosen gebildeten Chromatinnetz gefüllt scheint, in welchem jedoch die ganze Zeit eine große Anzahl dünner Fädchen vom Rande des oberflächlich gelegenen Chromatinknotens radiär ausstrahlen (Fig. 18).

Ein oder zwei Nucleolen sind während dieser ganzen Entwicklung an beliebiger Stelle im Kern sichtbar gewesen.

Wir sind jetzt an demjenigen Stadium im Leben einer somatischen Zelle angelangt, mit welchem wir unsre Beschreibung angefangen haben (Fig. 18 u. Fig. 1) und können also in betreff des weiteren Verhaltens der Chromatinstrukturen an dem schon oben Gesagten direkt anknüpfen. — Durch Lösung der Anastomosen treten die spiralig geknickten Chromatinfädchen in derselben Lage und Anordnung zum Vorschein, in der wir während der Telophase die verjüngten Chromosomen verlassen haben (Fig. 2, 16); sie haben dieselbe Dicke bewahrt, doch sind mit dem Wachstum des ganzen Kernes auch die einzelnen Chromosomen entsprechend länger geworden. — Wir haben endlich auch gesehen, wie zur Zeit der Auflösung des Chromatinknotens diese Fädchen, die als Abkömmlinge der vorhergehenden Chromosomengeneration angesehen werden müßten, sich nunmehr selbst zu den Chromosomen der zunächstfolgenden Mitose entwickelt haben, und wie diese immer noch dieselbe Lage und Anordnung bewahren, die von den Tochterchromosomen der vorhergehenden Mitose auf die verjüngten Chromosomen des Kernnetzes übergeführt worden waren.

Der hier beschriebene Entwicklungsgang, der in den Pollensackzellen von *Allium* sehr deutlich zutage tritt, läßt, glaube ich, kaum eine andre Deutung zu, als daß die Chromosomen auch während der Kernruhe ihre Individualität bewahren, indem die Chromosomen einer Mitose auf die verjüngten Tochterchromosomen der vorhergehenden direkt zurückführbar sind.

II. Pollenmutterzellen.

Wenn die bis jetzt kompakten Pollensackanlagen eine gewisse Größe erreicht haben, hört in ihrem Innern die Zellteilung auf und sie werden unter Flüssigkeitsaufnahme in die bekannten geschlossenen Pollensäcke verwandelt, in deren Innerem nunmehr die jungen Pollenmutterzellen frei flottieren. — Das Verhalten dieser Zellen vom Augenblick ihrer Entstehung durch Teilung der letzten Generation der Pollensackzellen bis zum vollendeten Ablauf der Reifungsteilungen, wird im folgenden auseinandergesetzt werden.

Die Telophase der letzten somatischen Mitose unterscheidet sich in keiner Weise von denjenigen früherer Teilungen. — Die V-förmigen Chromosomen werden unter Bildung eines Chromatinknotens unter sich verbunden zur selben Zeit wie in ihrem Innern der Verjüngungsprozeß beginnt, und das Kernnetz wird wieder durch Anastomosenbildung zwischen den verjüngten Chromosomen entwickelt.

Als Resultat dieser Vorgänge kommt in den jungen Pollenmutterzellen ein »Ruhestadium« zustande, das auch nicht von demjenigen somatischer Zellen verschieden ist (Fig. 18). Vom Chromatinknoten sieht man eine Anzahl Fädchen, die in den Maschen des Kernnetzes ihre Fortsetzung finden, radiär ausstrahlen. Im Innern des Kernes finden sich meistens ein oder zwei Nucleolen; sonst scheint er von einem gleichmäßig entwickelten, chromatischen Netzwerk gefüllt.

Auch in betreff der Einleitung zur Prophase stimmen die Pollenmutterzellen mit den somatischen Zellen aufs beste überein. — Unter Auflösung der zwischen ihnen befindlichen Anastomosen treten die auf dem Chromatinknoten befestigten Fädchen allmählich in ganzer Länge zum Vorschein, indem sie immer noch zickzackförmig gebogen oder spiralig gedreht erscheinen.

Auf diesem Stadium setzt aber eine Reihe Veränderungen in den Chromatinstrukturen des Kernes ein, die in einer paarweisen Konjugation der Chromosomen resultieren. Sie haben in dem bekannten Synapsisstadium ihren Mittelpunkt, und werden daher im folgenden als der Präsynapsis, Synapsis und Postsynapsis angehörig beschrieben werden.

Die präsynaptischen Veränderungen des Kernes sind zuerst nur wenig auffallend und erst in Zusammenhang mit späteren Stadien bekommen sie ihre Bedeutung. — Die Eigentümlichkeit dieses Stadiums ist in einem mehr oder weniger häufig vorkommenden paarweisen Parallelismus

der vom Chromatinknoten radiär ausstrahlenden Fädchen (Fig. 20). zu ersehen. — Bald werden aber die Bilder solcher Kerne mehr unregelmäßig; neben dem Chromatinknoten treten in den Präparaten auch andre dichte Chromatinansammlungen zum Vorschein (Fig. 21), so daß die ursprüngliche radiäre Anordnung der Fädchen oft nicht mehr erkennbar ist.

Ja, das Zusammenlaufen der Chromatinsubstanz kann soweit gehen, daß alles Chromatin des Kernes in einer einzigen, optisch schwer analysierbaren Masse zusammengeballt erscheint. An der Oberfläche desselben lassen sich jedoch überall deutlich getrennte Chromatinfädchen unterscheiden, und zwar sieht man die letzteren, vielleicht noch mehr wie früher, paarweise parallel nebeneinander verlaufen.

Die beiden in Fig. 21 und 22 abgebildeten Kerne wurden in einem Pollensack dicht nebeneinander vorgefunden, und neben denselben auch zahlreiche ebensolche Kerne gleichmäßig untereinander zerstreut. Ein solches Vorkommen beweist, daß die in diesen beiden Abbildungen dargestellten Stadien einander außerordentlich nahe stehen, wenn sie nicht vielleicht nur ein und dasselbe Stadium repräsentieren.

Ich hege keinen Zweifel, daß das in Fig. 22 wiedergegebene »Synapsis«bild von dem Aussehen der lebenden Zelle wesentlich verschieden und also teilweise als ein Kunstprodukt aufzufassen ist. Darauf deutet vor allem das diffuse Zusammenlaufen der gesamten Chromatinsubstanz hin, das zu ihrer sonst zierlichen Verteilung auf deutlich unterscheidbare Fädchen in schroffem Gegensatz steht. — Damit will ich aber nicht gesagt haben, daß ich dem Auftreten solcher Bilder keine Bedeutung beilegen möchte. Im Gegenteil, das beinahe konstante Auftreten einer »Synapsis« bei den verschiedensten Objekten und auf einem ganz bestimmten Stadium der Keimzellenentwicklung kann nicht auf einer Zufälligkeit beruhen. Es muß eben auf diesem speziellen Stadium die Chromatinsubstanz irgendeine chemische oder physische Veränderung erlitten haben, die daran Schuld ist, daß dieselbe Behandlung, die auf sowohl früheren als späteren Stadien die Chromatinfäden sehr schön fixiert, in diesem Augenblick zu einem Zusammenfluß der ganzen Chromatinmasse des Kernes führt.

Die wirkliche Natur dieser Veränderung läßt sich zurzeit zwar nicht ermitteln; doch können wir wohl sicher annehmen, daß das so wohl bekannte »Synapsis«bild jedenfalls teilweise in einer Konsistenzveränderung des Chromatins begründet ist, indem dasselbe jetzt dünnflüssiger erscheint, als es auf früheren Stadien der Fall war.

Der Parallelismus je zweier Chromatinfädchen, der oben schon besprochen wurde, wird während dieser Zeit immer mehr hervortretend.

Als spitzwinklige Bogen ragen die Fädchenpaare zu allen Seiten des Synapsisballens hervor (Fig. 22), und auf Oberflächenschnitten wenig späterer Stadien läßt sich der paarweise Parallelismus in unzweideutigen Bildern nachweisen (Fig. 23 u. 24).

Während der Postsynapsis, die wahrscheinlich eine lange Zeit dauert, geschieht in dem Kern der Pollenmutterzellen eine Reihe auffallender und wichtiger Veränderungen. Anstatt des nur schwer analysierbaren Synapsisbildes lassen sich jetzt in allen Tiefen des Chromatinknäuels deutlich konturierte Fäden unterscheiden (Fig. 25 u. 26), und zwar umso deutlicher, je mehr wir uns von dem Synapsisstadium entfernen. Der zuerst sehr dichte Chromatinknäuel wird nämlich allmählich lockerer, so daß die einzelnen Fädchen zuletzt durch große Zwischenräume von einander getrennt werden (Fig. 27 u. 28).

Eine Untersuchung der einzelnen Chromatinfäden ergibt, daß während dieser Zeit die Komponenten jedes der oben besprochenen Fädchenpaare zu einem einzigen Faden verschmelzen, in welchem während einer langen Periode keine Spur einer Doppelheit wahrzunehmen ist. — Auf den frühesten Stadien der Postsynapsis läßt sich noch stellenweise eine Zusammensetzung der Fäden aus zwei Längshälften nachweisen, von denen jede dieselbe Dicke hat wie die früher überall sichtbaren paarweise parallelen Einzelfäden (Fig. 25 u. 26). Größtenteils haben aber schon hier die Chromatinfäden ein völlig einheitliches Aussehen angenommen und eine Dicke, wie sie durch Zusammenlegen der Einzelfädchen zum Vorschein kommen muß. — Bald schwinden aber auch die letzten Spuren ihres doppelten Ursprungs und während der langen Periode einer Auflockerung des dichten Knäuels lassen sich die anscheinend ganz einheitlichen, keine innere Differenzierung aufweisenden Fäden immer deutlicher verfolgen.

Es ist, nach dem obigen, in den jungen Pollenmutterzellen eine zu Verschmelzung führende parallele Konjugation der Chromatinfädchen geschehen. — Durch die allmählich vor sich gehende Entfaltung der zuerst dicht knäuelig aufgerollten, bivalenten Fäden wird dann, während der Postsynapsis, der Übergang von diesem außergewöhnlichen Zustand zu der durch denselben unterbrochenen Prophase der ersten Reifungsteilung vermittelt.

Eine polare Anordnung der Chromatinfäden ist während des Konjugationsvorganges erst auf späteren Stadien auffallend, indem die Auflockerung des Fadenknäuels in der Postsynapsis auf der einen Seite des Kernes rascher vor sich geht als auf der andern. Während dieser Auflockerung ist es dann auch auffallend, daß meistens nur bügelförmige

Abschnitte der Fädchen, sehr selten aber ihre freien Enden auf der lockeren Seite des Knäuels hervorragen.

Während meiner Beschreibung der Konjugationsvorgänge habe ich immer nur von Chromatinfäden, nicht aber von Chromosomen gesprochen, und zwar aus dem Grunde, weil die Bilder dieser Periode allein darüber keinen Aufschluß geben, ob die konjugierenden Fädchen der Pollenmutterzelle den somatischen Chromosomen entsprechen. Wir werden daher, bevor wir die Entwicklung der Pollenmutterzellen weiter verfolgen, diese Frage etwas näher betrachten.

Wir haben oben gesehen, wie in den somatischen Kernen die auf dem Chromatinknoten befestigten verjüngten Chromosomen schon in der frühesten Prophase zutage treten und wie sie sich von diesem Stadium an bis in die Mitose kontinuierlich verfolgen lassen. Wir haben weiter gesehen, daß in den jungen Pollenmutterzellen der Kern in genau derselben Weise aufgebaut wurde, wie in somatischen Zellen, und auch, daß die ersten einleitenden Schritte der Prophase der Pollenmutterzellen denjenigen der somatischen Zellen völlig entsprechen.

Die während dieser Zeit zum Vorschein tretenden, vom Chromatinknoten radiär ausstrahlenden Fädchen des Pollenmutterkerns müßten also in Analogie mit unsern Befunden in somatischen Zellen als junge Chromosomen angesehen werden. Während indessen in somatischen Zellen die Entwicklung der Chromosomen rasch fortschreitet und direkt auf die Mitose gerichtet ist, wird in den Pollenmutterzellen diese Entwicklung durch den Konjugationsvorgang unterbrochen.

Die Umlagerung der Fädchen und die Konsistenzveränderung der Chromatinsubstanz bewirken, wie wir gesehen haben, daß die Ähnlichkeit der Pollenmutterkerne mit somatischen Kernen allmählich eingebüßt wird, so daß wir nicht mehr die Chromatinfäden der ersteren mit den Chromosomen der letzteren direkt vergleichen können. — Auf allen Stadien des Konjugationsvorganges, selbst in den dichtesten Synapsisbildern, lassen sich jedoch die Chromatinfädchen des Pollenmutterkerns wenigstens stückweise unterscheiden und es läßt sich, ihrem ganzen Verhalten nach, mit Sicherheit annehmen, daß die parallel konjugierenden Fädchen der Pollenmutterkerne dieselben sind, die früher das Kernnetz aufgebaut haben und von denen während der Einleitung zur Prophase einige sich schon als junge Chromosomen (Fig. 19 u. 20) erwiesen hatten.

Wenn wir dann weiter in Betracht nehmen, daß nach vollendeter Konjugation und nach genügender Auflockerung des Fadenknäuels eine Anzahl getrennter Fadenstücke aus demselben hervorgehen, die sich direkt zu den Chromosomen der ersten Reifungsteilung entwickeln, dann

wird der Schluß wohl auch berechtigt sein, daß die miteinander konjugierenden Fädchen je als ein Paar somatischer Chromosomen aufzufassen sind, und daß in dem Verschmelzungsprodukt jedes konjugierenden Paares ein Chromosom der ersten Reifungsmitose zu ersehen ist.

Um die Eigenart dieser durch Verschmelzung zweier andrer entstandenen Chromosomen zu bezeichnen, haben von Winiwarter und Sainmont (1909) für dieselben den Namen »Mixochromosomen« vorgeschlagen, den auch ich im folgenden benutzen werde.

Durch die paarweise Konjugation der Chromosomen ist, wie auch theoretisch zu schließen sei, eine Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte durchgeführt worden. — Zwar läßt sich während der verschiedenen Stadien der Konjugation eine Zählung der *Allium*-Chromosomen nicht ausführen. Es bietet aber keine Schwierigkeit, in der ersten Reifungsmitose eine solche Zahlenreduktion der Chromosomen der somatischen Mitose gegenüber nachzuweisen, zur selben Zeit, wie es nicht möglich ist, weder vor dem Beginn noch nach dem Ablauf der parallelen Konjugation sonst irgendwelche Vorgänge nachzuweisen, die eine solche Reduktion bewirken könnten.

Es bleibt uns nur noch übrig, das Verhalten der Nucleolen und des Chromatinknotens während der Chromosomenkonjugation zu erörtern. — Beim Beginn dieser Periode schienen die jungen Chromosomen am Rande des Chromatinknotens befestigt zu sein, während ein oder zwei Nucleolen im Innern des Kernes frei gelegen waren. Während der Synapsis lassen sich wohl meistens die Nucleolen, nicht aber der Chromatinknoten von den übrigen mehr oder weniger dichten Chromatinansammlungen des Kernes unterscheiden; das Verhalten des letzteren läßt sich also während dieser Periode nicht verfolgen. Schon in den ersten Stadien der Postsynapsis sieht man aber, daß ein Chromatinknoten innerhalb oder an der Oberfläche des dichten Fadenknäuels nicht mehr vorhanden ist (Fig. 25 u. 26), sondern daß die bügelförmigen Mixochromosomen jetzt frei nebeneinander liegen. Ein glatt abgerundeter Nucleolus, der während der Synapsis im Innern des Chromatinballens verborgen war, wird an der einen Seite des Fadenknäuels aus demselben ausgestoßen.

Eine Auflösung des Chromatinknotens haben wir auch in somatischen Kernen konstatieren können, und zwar in der Weise, daß an Stelle des Knotens die umgebogenen Mitten einer Anzahl V-förmiger Chromosomen zum Vorschein traten. Damit scheint es aber auch wohl übereinzustimmen, daß in den Pollenmutterzellen anstatt der vom Chromatinknoten radiär ausstrahlenden Fädchen der Präsynapsis (Fig. 20) am

Ende der Postsynapsis nunmehr nur bügelförmige Fäden im Kern vorhanden sind. Die Bügel sind aber hier so lang und ihr Verlauf so unregelmäßig, daß in betreff ihres weiteren Verhaltens unter sich und zu dem ursprünglich vorhandenen Chromatinknoten nichts Näheres ausgesagt werden kann.

Mit dem in Fig. 29 abgebildeten Stadium der Pollenmutterkerne sind wir wieder von den die Chromosomenkonjugation betreffenden Vorgängen an die durch dieselben unterbrochene Prophase der ersten Reifungsteilung herangekommen.

Von diesem Stadium an lassen sich die einzelnen Mixochromosomen und die von ihnen durchlaufenen Veränderungen ganz kontinuierlich verfolgen; es ist für eine Deutung der Reifungsvorgänge von Interesse, daß das äußere Verhalten der Chromosomen während der ersten Reifungsteilung von jetzt an auf keinem wesentlichen Punkt von demjenigen der Chromosomen somatischer Mitosen verschieden ist.

Die Mixochromosomen werden zuerst kürzer und dicker; sie geben dabei ihre polare Anordnung vollständig auf und scheinen so weit möglich gleichmäßig im Kernraum verteilt zu werden. — Bald treten in denselben die ersten Spuren einer Längsspalte zutage und zwar in einer solchen Weise, daß die Natur dieser Spalte als eine wirkliche Längsteilung der Mixochromosomen außer allen Zweifel gestellt wird.

Während die Chromatinfäden in ihrer größten Länge immer noch völlig einheitlich erscheinen, treten nämlich stellenweise kürzere oder längere Längsspalten in ihnen zum Vorschein (Fig. 30—32). Diese Spalten können an den Enden der Mixochromosomen oder an ihrer Mitte zuerst zum Vorschein treten, die beiden durch die Spalte getrennten Längshälften können parallel gelagert oder weit auseinander klaffend sein, — überall sieht man aber neben und zwischen den gespaltenen Teilen der Mixochromosomen auch völlig einheitlich erscheinende Abschnitte derselben, in denen noch nicht die geringste Spur einer Längsteilung wahrzunehmen ist.

Es geht aus solchen Bildern klar hervor, daß eine Identität dieser Längsspalte mit dem auf früheren Stadien sichtbaren Konjugationsplan der Chromosomen in *Allium* nicht behauptet werden kann.

Die Mixochromosomen zeigen sich schon vor ihrer Längsteilung sehr oft spiralig gedreht (Fig. 30); eine solche Drehung macht sich aber, wie auch in den somatischen Mitosen, erst nach der vollendeten Spaltung in voller Ausdehnung geltend, indem die beiden Tochterhälften eines Mixochromosoms jetzt dicht spiralig umeinander gerollt werden (Fig. 33 *a* u. *b*).

Die Prophase der ersten Reifungsteilung scheint, auch abgesehen von der in dieselbe eingeschobene Chromosomenkonjugation, eine viel längere Dauer zu haben als es mit den somatischen Mitosen der Fall ist. Ganze Pollensäcke können mit diesen Stadien der seilförmig gewundenen Mixochromosomen gefüllt vorgefunden werden. Die Chromosomen werden jedoch während dieser Zeit kürzer und dicker, die Zahl ihrer Überkreuzungen wird verringert und die beiden Spalthälften jedes Chromosoms zeigen eine wachsende Tendenz möglichst weit aus einander zu spreizen (Fig. 34 u. 35).

Zuletzt bleiben von den Überkreuzungen der Tochterchromosomen nur eine oder zwei übrig, während die von demselben Stadium andrer Objekte so wohlbekannten Ring- Kreuz- und Achterbildungen zum Vorschein kommen (Fig. 36 u. 37). Zur Zeit der Auflösung der Kernmembran wird die gegenseitige Entfernung der Tochterchromosomen meistens wieder aufgegeben (Fig. 38 u. 39).

Die Insertion der Spindelfasern auf die Mixochromosomen ist in der ersten Reifungsteilung, wie in der somatischen Mitose, eine annähernd mediane. Die Tochterchromosomen nehmen aber nicht direkt ihre V-förmige Gestalt an, sondern sie erleiden die von derselben Mitose zahlreicher andrer Objekte so wohlbekannten heterotypischen Formveränderungen, die ich (1907, 1908b) durch ihre weiche, plastische Konsistenz zu erklären versucht habe (Fig. 40—43). — Erst nach vollendeter Trennung der Tochterchromosomen (Fig. 44) läßt ihre V-Form sich deutlich erkennen.

Schon während der Anaphase der ersten Reifungsteilung findet in den Tochterchromosomen die für die folgende Mitose bestimmte Längsspaltung statt. Durch eine tropfenförmige Anschwellung ihrer vier frei herabhängenden Enden bekommen die Chromosomen jeder Tochterplatte zu dieser Zeit ein tetradenähnliches Aussehen (Fig. 44 u. 45).

Die Anaphase der ersten Reifungsteilung ist das für eine Chromosomenzählung günstigste Stadium, obwohl die dicht gedrängte Lage der Tochterchromosomen auch hier erhebliche Schwierigkeiten bietet. In vielen Fällen habe ich auf diesem Stadium in jeder Tochterplatte acht bis zehn Chromosomen zählen können, was mit den für die somatischen Zellen angegebenen Zahlen (von 16 bis 24) wohl übereinstimmt. — Auf die Schwierigkeit einer sicheren Zählung der Chromosomen dieser Art habe ich schon früher aufmerksam gemacht (1908a); meine fortgesetzten Untersuchungen haben dieses Resultat auch nur bestätigen können. Sicher ist es jedoch, daß die Mixochromosomen vom ersten Augenblick ihres Erscheinens als getrennte Fäden, bis zum Ablauf der Reifungsteilungen

in einer Anzahl auftreten, die etwa der Hälfte der Chromosomen einer somatischen Mitose entspricht.

Die erste Reifungsteilung von *Allium* ist, nach dem obigen, als eine heterotypisch veränderte Längsteilung der Mixochromosomen aufzufassen.

Während der Interkinese wird die verfrüht zum Vorschein getretene Längsspalte der Chromosomen für die zweite Reifungsteilung nicht wieder ausgeglichen; die von einer Kernmembran umschlossenen Chromosomen lassen auf allen Stadien dieser Periode ihre ursprüngliche Form eines längsgespaltenen V mit weit auseinander klaffenden Enden erkennen.

Fig. 46—54 illustrieren das Verhalten eines solchen Interkinesekerns. — Die während der Anaphase der ersten Reifungsteilung deutlich voneinander getrennten Chromosomen (Fig. 45) werden zuerst, als Einleitung zur Kernbildung, dicht zusammengedrängt, so daß zwischen ihnen kein körniges Cytoplasma mehr Platz findet. Die vier tropfenförmig abgerundeten Enden jedes Chromosoms lassen sich immer noch deutlich erkennen (Fig. 46). Auf der Grenze zwischen Chromosomen und Cytoplasma wird die Bildung einer Kernmembran eingeleitet, und der junge Kern nimmt unter Flüssigkeitsaufnahme rasch an Größe zu (Fig. 47—49).

Die einzelnen Chromosomen, die sich im vergrößerten Kernraum gleichmäßig verteilen, werden dabei wieder etwas voneinander entfernt, und die von jedem Chromosom durchlaufenen Veränderungen lassen sich so ohne allzu große Schwierigkeit verfolgen. — Die zuerst kurzen und dicken Längshälften jedes Chromosoms sind unter sich median verbunden, was ihnen ein kreuzförmiges Aussehen verleiht. Die vier Arme jedes Kreuzes werden allmählich in die Länge gestreckt, ohne daß sie jedoch ihre gegenseitige Lage aufgeben, und ohne daß zwischen vorher getrennten Teilen eines oder mehrerer Kreuze irgendwelche festere Verbindungen geknüpft werden. Während der ganzen Interkinese lassen sich daher, bei günstiger Lage, die vierarmigen Chromosomen erkennen, die sämtlich auch ihre ursprüngliche Lage behalten mit ihrem Mittelpunkt dem einen Kernpol, ihren freien Enden dem andern der Schwesterzelle näher liegenden Pol zugewendet (Fig. 46—52).

Während, nach dem obigen, die in den Kern hineintretenden Chromatinfäden ihre Selbständigkeit bewahren, findet in jedem derselben eine Verjüngung statt, derjenigen völlig entsprechend, die in der Telophase jeder somatischen Mitose vor sich geht. In jedem einzelnen Faden

sieht man die Chromatinsubstanz in einem oberflächlich verlaufenden Spiralfaden sich ansammeln, während die zwischen seinen Windungen liegende achromatische Substanz allmählich aufgelöst wird (Fig. 47—51). Als Resultat dieser Verjüngung sieht man dann zuletzt die immer noch vierarmigen Chromosomen als lange, dünne, spiralig gebogene Fädchen (Fig. 52 u. 53), die ohne ein Kernnetz zu bilden direkt ihre auf die bald folgende Mitose zielende Formbildung beginnen. Sie werden kürzer und dicker; ihre Windungen werden seichter, bis sie zur Zeit der Einstellung der Chromosomen in die Äquatorialplatte kaum mehr zu spüren sind (Fig. 54—57).

Die beiden zu einem Chromosom gehörigen Längshälften können noch bis zu ihrer Befestigung an die Spindel mit den Enden weit auseinander spreizen (Fig. 58); meistens sind sie jedoch zu dieser Zeit einander parallel gelagert. Man findet aber nur selten in der zweiten Reifungsteilung die von früheren Mitosen wohl bekannten Überkreuzungen je zweier Schwesterchromosomen.

Die Insertion ist wieder eine mediane (Fig. 58 u. 59) und die beiden Tochtergruppen werden aus dicht gedrängten, V-förmig gebogenen Chromosomen gebildet (Fig. 60). Gleichzeitig mit der Entwicklung des Kernes findet in den Chromosomen nochmals eine Verjüngung statt (Fig. 61 u. 62). Diesmal werden jedoch, wie nach jeder vegetativen Mitose, die verjüngten Chromatinfädchen durch Anastomosen unter sich verbunden, wodurch ein feines Kernnetz gebildet wird (Fig. 63).

Kap. B: Diskussion.

I. Verjüngung der Chromosomen. Die im obigen beschriebenen Befunde über die Reifungsperiode von *Allium* bilden eine ergänzende Fortsetzung meiner schon früher veröffentlichten Untersuchung über die vegetative Mitose derselben und andrer Formen. — Die Resultate, zu denen ich schon damals in betreff des allgemeinen Verhaltens der Chromosomen gekommen bin, werden durch diese erweiterte Untersuchung vollauf bestätigt.

Eine genetische Kontinuität der Chromosomen nacheinander folgender Mitosen läßt sich in den Zellen der Pollensäcke von *Allium*, vielleicht noch klarer als in den Wurzelzellen nachweisen. Innerhalb jeder somatischen und generativen Chromosomengeneration lassen sich auch dieselben Entwicklungsphasen der Chromosomen konstatieren, die ich in einer früheren Arbeit als die Perioden des Wachstums, der Formbildung und Differenzierung, der Teilung und der Verjüngung charak-

terisiert habe; nur eine Unregelmäßigkeit läßt sich in diesem cyclischen Verlauf notieren, indem zwischen beiden Reifungsteilungen das an der Kernnetzbildung gebundene Wachstum der Chromosomen ausgefallen ist.

Seit dem Erscheinen meiner erwähnten Arbeit ist auch von andrer Seite her eine willkommene Bestätigung meiner Befunde erschienen. Van Herwerden (1910) hat nämlich in den eigentümlichen, anscheinend aus helleren und dunkleren Scheiben aufgebauten Chromatinfäden in den Speicheldrüsenzellen von *Chironomus* eine Zusammensetzung erkannt, die an die Verjüngungsbilder der Chromosomen von *Ascaris*, *Allium* und *Amphiuma* auffallend erinnert. Auch hier sind, wie in der Telophase meiner Objekte, in den Chromosomen oberflächlich verlaufende, chromatische Spiralfädchen von einer inneren, achromatischen Substanz unterscheidbar. Wegen der völligen Abwesenheit jeder Mitose in den Speicheldrüsen von *Chironomus*, ließ sich das Verhältnis zwischen diesen Spiralfädchen und den Chromosomen der Mitose nicht ermitteln; so groß ist aber die Übereinstimmung mit den von *Allium* usw. bekannten Bildern, daß der Schluß nahe liegt, es seien die *Chironomus*-Chromosomen nach der zuletzt durchlaufenen Mitose auf einem Stadium vor der vollendeten Kernnetzbildung in ihrer Entwicklung stehen geblieben.

Auch von Boveri (1909) sind meine Resultate, obwohl mit gewissem Vorbehalt, in betreff der *Ascaris*-Chromosomen bestätigt worden: die Bilder, die er schon früher »gesehen und neuerdings an Präparaten von *Bivalens* genauer studiert« habe, »sind denen K. Bonnevies ungemein ähnlich und lassen sich kaum anders als im Sinne eines chromatischen Spiralfadens deuten« (S. 188). Doch weist Boveri auf »die große Variabilität aller dieser Verhältnisse bei verschiedenen Individuen« hin, wodurch »gegenüber einer Generalisierung der von K. Bonnevie betonten Struktur noch eine gewisse Vorsicht geboten« wird.

Eine solche Vorsicht gegenüber einer verfrühten Generalisierung meiner Befunde finde ich auch selbst völlig berechtigt; doch möchte ich heute, obwohl meine erweiterten Untersuchungen keine neuen Objekte in die Beobachtungsreihe hineingezogen haben, noch mehr wie früher eine weitere Verbreitung des von mir beschriebenen Verjüngungsprozesses für wahrscheinlich halten[1]). — Ich habe nämlich unter meinen zahlreichen

[1]) Ich denke hier nur an die innerhalb der Chromosomen vor sich gehende Spiralfadenbildung, nicht an ihre äußere Lage und Anordnung im Kernraum; die letztere wird sicherlich sowohl artlichen als auch individuellen Variationen unterliegen können und läßt sich daher als »keine allgemeine und also auch keine wesentliche Erscheinung« betrachten (Boveri, 1909). — Der spiraligen Anordnung der mittleren Chromosomenabschnitte innerhalb der Kernvacuole, die ich in den von mir benutzten *Ascaris*-Prä-

Schnittserien der *Allium*-Blütenknospen die Spiralfadenbildung innerhalb der Chromosomen nicht überall gleich deutlich hervortretend gefunden. Ja, ich habe Serien gefunden, in denen sie nicht im geringsten Maße auffallend war, oder wo sie sogar auch mit dem besten Willen nicht nachgewiesen werden konnte; neben diesen Serien aber immer andre, in welchen auf genau denselben Stadien die oben beschriebene Verjüngung mit größter Deutlichkeit und überall verbreitert zum Vorschein trat.

Der Unterschied zwischen diesen verschiedenen Schnittserien, in welchen meistens mehrere Blütenknospen zusammen geschnitten sind, kann nur auf eine verschiedenwertige Behandlung des Materials zurückgeführt werden, und zwar können hier nur sehr geringfügige Unterschiede in Betracht kommen, da sämtliche Serien mit Flemmingscher Flüssigkeit und annähernd gleich lange Zeit fixiert worden waren. — Alle Serien haben auch mit Bezug auf weniger feine Strukturen den Eindruck guter Konservierung gegeben.

Nach eingehender Untersuchung vieler von diesen verschiedenen Serien, möchte ich es als sicher betrachten, daß diejenigen Serien, in welchen in den Chromosomen eine Verjüngung mittels Spiralfadenbildung deutlich zutage tritt, die am meisten naturgetreuen Bilder repräsentieren. — Es läßt sich ja nämlich sehr wohl verstehen, daß solche in Bildung begriffene, feinste Fädchen durch die Einwirkung äußerer Agentien bis zur Unkenntlichkeit verändert oder zerstört werden können, was eben die so oft beschriebenen, spongios aussehenden Chromosomenbilder der Telophase hervorbringen würde. — Der umgekehrte Vorgang aber, daß durch gewisse äußere Einwirkungen aus einer spongios verbreiteten Chromatinmasse ein kontinuierlicher, regelmäßig verlaufender Spiralfaden hervorgehen sollte, ließe sich als ein allgemein vorkommendes Ereignis kaum denken.

Die eine oder andre meiner vielen *Allium*-Serien stimmen aber in betreff der Telophasenstrukturen mit den aus den verschiedensten Objekten gegebenen Darstellungen so wohl überein, daß ich, indem ich eine

paraten sehr häufig vorgefunden habe, ist aber auch von mir keine wesentliche Bedeutung beigelegt worden. Als für die Individualitätsfrage w e s e n t l i c h e Resultate meiner Beobachtungen auf diesem Punkt habe ich aber hervorgehoben, daß die während der frühen Prophase im Kern zum Vorschein tretenden Chromatinfäden (1908a, S. 475) »im Verhalten zur Kernvacuole eine Anordnung bewahrt haben, derjenigen völlig entsprechend, in der wir sie bei der Kernbildung verließen«. — Wenn auch diese äußere Anordnung der Chromosomen, die ich unter meinen Objekten nur in *Ascaris* gefunden habe, individuellen Variationen unterliegt, so wird dies gegen eine Generalisierung der in betreff der C h r o m o s o m e n v e r j ü n g u n g gewonnenen Resultate keine Einwendung repräsentieren.

Eindeutigkeit der verschiedenen von mir in *Allium* gefundenen Bilder voraussetze, dieselbe Voraussetzung auch für eine Reihe andrer Objekte gelten lassen möchte. — Ich glaube daher heute aussprechen zu dürfen, daß bei geeigneter Behandlung günstiger Objekte für die Verjüngung der Chromosomen durch endogene Spiralfadenbildung eine weite Verbreitung wahrscheinlich nachgewiesen werden wird.

Wenn ich jedoch in einem späteren Abschnitt dieser Abhandlung dem Vorkommen einer Verjüngung der Chromosomen für unsre Beurteilung der Reifungsvorgänge eine gewisse Bedeutung beilegen werde, dann geschieht dies nicht auf Grundlage einer solchen Generalisierung; ich werde dann nur mit Bezug auf die Reifungsperiode von *Allium* die Konsequenzen gewisser in dieser selben Art gemachten Befunde ziehen.

II. Vergleich zwischen Reifungsperiode und somatischen Mitosen. Die Eigentümlichkeiten der Reifungsperiode in *Allium* werden durch einen schrittweise durchgeführten Vergleich mit den somatischen Mitosen derselben Art am deutlichsten zutage treten. — Wir werden dabei nur die Chromatinstrukturen in Betracht ziehen und zwar, indem wir mit dem ganz jungen Kern beginnen, die Perioden der Telophase, des ruhenden Kernes, der Prophase und der Chromosomenteilung getrennt behandeln.

Die Kernstrukturen jeder dieser Perioden haben in den somatischen Zellen ein bestimmt charakteristisches Aussehen, das in meinen Abbildungen, Fig. 1—18, möglichst naturgetreu wiedergegeben worden ist; mit diesen bekannten Verhältnissen als Ausgangspunkt wird im folgenden die Eigenart der entsprechenden Stadien der Reifungsperiode betrachtet werden.

Die Telophase verläuft in den jungen Pollenmutterzellen genau in derselben Weise wie in den somatischen (Fig. 14—18). — Jedesmal findet man dieselbe Gruppierung der V-förmigen Chromosomen mit Vereinigung ihrer mittleren Teile zur Bildung eines Chromatinknotens. Jedesmal sieht man auch innerhalb der Chromosomen denselben Verjüngungsprozeß sich abspielen, und die Entstehung eines Kernnetzes durch Anastomosenbildung zwischen den verjüngten Chromosomen.

Auch während der Interkinese sieht man die Chromosomen Veränderungen durchlaufen, denjenigen der somatischen Telophase entsprechend; ihre Anordnung innerhalb der Kernmembran ist dieselbe, und auch die Verjüngung der einzelnen Chromatinfäden verläuft zwischen beiden Reifungsteilungen in derselben Weise wie zwischen je zwei somatischen Mitosen (Fig. 47—52). — Ein wesentlicher Unterschied ist jedoch

darin zu sehen, daß die Chromatinfäden, in welchen die Verjüngung der Interkinese vor sich geht, nicht wie sonst die Tochterchromosomen der vorhergehenden, sondern vielmehr die Tochterchromosomen der zunächst folgenden Mitose repräsentieren, indem die Chromosomenteilung hier schon vor der Bildung einer Kernmembran stattgefunden hat (Fig. 44). Die einzelnen Fäden bewahren auch mehr wie sonst ihre Selbständigkeit, indem während der Interkinese ein Chromatinknoten nicht gebildet wird. Ein oder zwei Nucleolen werden während der Verjüngung im Kern gebildet, ohne jedoch mit den Chromosomen in Verbindung zu stehen (Fig. 51—53).

Die ruhenden Kerne der Pollenmutterzellen unterscheiden sich auch nicht von denjenigen der somatischen Zellen; ihr Kernnetz scheint jedoch vielleicht noch mehr feinfädig und etwas stärker färbbar zu sein als in den letzteren (Fig. 1, 18). — Zwischen beiden Reifungsteilungen ist das Stadium eines ruhenden Kernes vollständig ausgefallen; es werden zwischen den verjüngten Chromosomen keine chromatische Anastomosen gebildet, sondern die Umbildungen der Prophase knüpfen an diejenigen der Telophase direkt an (Fig. 46—54).

Auch die Prophase scheint in den Pollenmutterzellen in derselben Weise wie vor einer somatischen Mitose eingeleitet zu werden. — Durch Schwinden der sie verbindenden Anastomosen treten in beiden Fällen feine, spiralig gebogene Fädchen zum Vorschein, und zwar überall auch in der gleichen Anordnung, indem sie von dem oberflächlich gelegenen Chromatinknoten radiär ausstrahlen (Fig. 2, 19).

Von diesem Stadium an sehen wir aber die Chromatinstrukturen beider Zellgenerationen verschiedene Wege verfolgen. — In den somatischen Zellen scheinen alle Veränderungen der Kernstrukturen auf die bald folgende Mitose direkt hinzuzielen. Die Chromatinfädchen werden kürzer und dicker, ihre gegenseitige Verbindung im Chromatinknoten wird lockerer und zuletzt völlig gelöst, wobei die Fädchen sich als die V-förmig gebogenen Chromosomen der folgenden Mitose erweisen (Fig. 3 bis 6). — In den Pollenmutterzellen dagegen folgt jetzt eine Reihe von Veränderungen der Chromatinstrukturen, die mit der folgenden Mitose anscheinend nichts zu tun haben, während deren aber durch eine parallele Konjugation der Chromosomen ihre Zahl auf die Hälfte reduziert wird (Fig. 20—28). Der Pollenmutterkern hat während dieser Konjugationsvorgänge ein von den somatischen Kernen sehr abweichendes Aussehen (Fig. 21—26). Die nach der Konjugation folgenden Stadien (Fig. 27 u. 28) bezeichnen aber wieder eine Rückkehr zu dem typischen Prophasenbild (Fig. 29), woran dann endlich die

durch die Chromosomenkonjugation unterbrochene Prophase anknüpfen kann.

Wie die erste Einleitung zur Prophase, so lassen sich auch die späteren Schritte derselben in somatischen und in Pollenmutterzellen wohl parallelisieren. — Die im Kernraum getrennt liegenden Chromosomen zeigen in beiden Zellenarten oft eine spiralige Drehung, die nach vollendeter Längsteilung der Chromosomen sich durch eine seilförmige Überkreuzung der Tochterfäden immer stark geltend macht (Fig. 8—11, 30—35). Je nachdem die Chromosomen kürzer und dicker werden, nimmt auch in beiden Fällen die Zahl der Überkreuzungen ab, bis zuletzt nur deren eine oder zwei übrig sind (Fig. 11, 36—38). Nur scheint in den Pollenmutterzellen dieser Teil der Prophase erheblich länger zu dauern als in den somatischen, und die beiden Tochterfäden eines Chromosoms zeigen eine stärkere Tendenz voneinander auszuweichen als in der somatischen Prophase. — Bei der äußeren Übereinstimmung der Prophasenbilder darf jedoch nicht vergessen werden, daß die in beiden Zellenarten auftretenden Chromosomen nicht miteinander homolog sind, indem diejenigen der Pollenmutterzellen, als »Mixochromosomen« durch Konjugation je zweier der somatischen entstanden sind.

Die Prophase der zweiten Reifungsteilung unterscheidet sich von den übrigen nur in so weit als dies aus der schon oben besprochenen verfrühten Chromosomenteilung und dem Ausfallen eines Ruhestadiums eine direkte Folge ist.

Die Chromosomenteilung und die Trennung ihrer Tochterchromosomen von einander zeigen in beiden Reifungsteilungen eine Reihe stark in Augen fallender Unterschiede von den entsprechenden Vorgängen somatischer Mitosen, die sich aber sämtlich bei einer näheren Betrachtung als nebensächlich erweisen. Beide Reifungsteilungen lassen sich in *Allium*, wie in den übrigen von mir untersuchten Formen (1906, 07, 08 a u. b) nur als Längsteilungen der vorher einheitlichen Mixochromosomen auffassen, in denen der äußere Verlauf der Teilungsvorgänge durch heterotypische Charaktere[1]) der Mitose verändert worden ist.

[1]) In einer soeben erschienenen Arbeit macht mir Häcker (1910) einen Vorwurf, als habe ich mir eine ihm angehörige Priorität zu erringen versucht. — Daß dies nicht der Fall ist, geht, glaube ich, aus meiner eigenen Darstellung zur Genüge hervor, indem ich in der Einleitung zu meiner Analyse der heterotypischen Charaktere (1908b) einen Satz von Häcker anführe, den er in 1907 «auf Grundlage zum Teil schon früher veröffentlichten Beobachtungen» ausgesprochen hatte. Es wird wohl für jeden klar sein, daß diese früheren Publikationen Häckers vor meiner vorläufigen Mitteilung (1907) einen zeitlichen Vorsprung haben müßten. Wenn ich mich jedoch an seine zusammenfassende Übersicht gehalten habe, ohne auf die verschiedenen früheren Einzel-

Unser Vergleich der somatischen Zellgenerationen in *Allium* mit denjenigen der Reifungsperiode hat, nach dem obigen, als Resultat ergeben, daß sämtliche für den Lebenscyclus einer somatischen Zelle charakteristischen Perioden auch in jeder der beiden Zellgenerationen der Reifungsperiode vertreten sind, mit der einen Ausnahme, daß vor der zweiten Reifungsteilung die Ruheperiode des Kernes ausgefallen ist. — Auf der andern Seite haben wir aber auch gefunden, daß in die Prophase der ersten Reifungsteilung eine Periode (die Chromosomenkonjugation) eingeschoben ist, für welche in den somatischen Zellen kein Seitenstück zu finden ist. Sonst lassen sich alle Eigentümlichkeiten der Reifungsperiode als heterotypische Veränderungen der im übrigen normal verlaufenden Mitosen auffassen.

Das essentielle an der Reifungsperiode wird also in *Allium* nicht in den Reifungsmitosen selbst, sondern vor und zwischen denselben zu suchen sein, nämlich einerseits in der in den jungen Pollenmutterzellen vor sich gehenden Chromosomenkonjugation, nach welcher die »Mixochromosomen« in doppelter Größe und in zur Hälfte reduzierter Zahl zutage treten; anderseits aber auch in dem Ausfallen eines Ruhestadiums zwischen beiden Reifungsmitosen, wodurch die Mixochromosomen auf die normale Chromosomengröße reduziert werden. — Daß auch die beiden Mitosen der Reifungsperiode, trotzdem es optisch nicht nachweisbar ist, für die Chromatinreifung der Pollenkörner von Bedeutung sein können, wird im letzten Abschnitt dieser Abhandlung theoretisch erörtert werden.

III. Frühere Beobachtungen über die Reifung in *Allium* (und *Lilium*)[1]. Verschiedene *Allium*-Arten, sowie andre ihnen nahestehende Monokotylen, sind zu wiederholten Malen für Untersuchungen über die Reifungsperiode verwertet worden. Zwischen meinen. oben

---

abhandlungen einzugehen, so geschah dies wesentlich aus zwei Gründen: erstens weil ich, bevor ich betreffs des für Häckers Untersuchungen zugrunde liegenden Materials eigene Erfahrungen gewonnen habe, auf eine Diskussion seiner zum Teil gegen meine Resultate streitenden Befunde nicht eingehen möchte. — zweitens aber auch, weil mir Häckers Auffassung der heterotypischen Mitose, als Ausdruck eines embryonalen Charakters der Zellen, für eine Lösung der Reifungsfrage nur von geringem Belang schien. — Der Unterschied unsrer Auffassungen, auf den ich schon 1908 (S. 229) aufmerksam gemacht habe und der nach der neuesten Arbeit Häckers (1910) noch schärfer hervortritt, soll weiter unten diskutiert werden.

[1]) Die Kernverhältnisse von *Lilium* scheinen denjenigen von *Allium* außerordentlich ähnlich zu sein.

auseinandergesetzten Resultaten und den unter den Botanikern herrschenden Auffassungen, scheint aber ein wesentlicher Unterschied zu bestehen; die letzteren stimmen nämlich, obwohl auf verschiedenen Prämissen, in der Konklusion alle überein, daß in ihren Objekten die erste Reifungsteilung als eine Reduktionsteilung aufzufassen sei, während ich in den Reifungsvorgängen von *Allium* nichts gefunden habe, was eine solche Annahme berechtigen könnte. — Es wird daher von Interesse sein, durch eine Betrachtung der vorliegenden Literatur die Tiefe dieser Kluft zwischen unsern Auffassungen zu ermessen. Daß der Unterschied mehr theoretischer als tatsächlicher Natur sei, wird schon daraus hervorgehen, daß die verschiedenen innerhalb der letzten 15 Jahre vertretenen Auffassungen der Botaniker, sämtlich in dem auch von mir benutzten Material, in verschiedenen *Allium*- oder *Lilium*-Arten, eine Stütze gesucht haben.

Auf den Reifungsvorgängen verschiedener *Lilium*-Arten stützten sowohl Dixon (1895, 1901) als Schaffner (1897, 1901) und Mottier (1897) ihre Annahme, daß die bivalenten Chromosomen durch Umbiegung und Zusammenklappen aneinandergrenzender Teile des chromatischen Spirems zustande kommen, und daß daher die erste Reifungsteilung, die diese Teile wieder von einander trenne, als eine Reduktionsteilung aufgefaßt werden müßte.

Auf demselben und ähnlichem Material wurde am Anfang unsres Jahrhunderts auch die eine Zeitlang allgemein geltende Auffassung der Botaniker (Grégoire 1899, Mottier 1903, Strasburger 1904) begründet, daß beide Reifungsteilungen Äquationsteilungen seien, indem durch dieselben die in reduzierter Anzahl auftretenden Chromosomen zweimal längsgeteilt würden.

Wieder wurde auf demselben Material die von Grégoire (1904) und Allen (1904) eingeleitete Richtungsänderung gestützt, wonach, im Anschluß an von Winiwarter (1901), die bivalenten Chromosomen durch parallele Konjugation je zweier somatischer Chromosomen, die in der ersten Reifungsteilung wieder voneinander getrennt würden, entstanden seien. Nach dieser Auffassung wäre die erste Reifungsteilung also wieder als eine Reduktionsteilung zu betrachten, indem durch dieselbe ganze, somatische Chromosomen voneinander getrennt würden.

Diese von Grégoire auf botanischem Gebiet eingeführte Hypothese fand, zur selben Zeit wie sie unter den Zoologen von A. und K. E. Schreiner mit großem Erfolg verteidigt wurde, sogleich ein geneigtes Gehör. Schon in demselben und im folgenden Jahr ist eine Reihe von Arbeiten (Berghs 1904, 05, Strasburger 1905, Allen 1905, Miyake 1905,

Overton 1905, Tischler 1905, Rosenberg 1905), zum Teil wieder über *Allium*- und *Lilium*-Arten, erschienen, deren Verfasser sich mit mehr oder weniger gutem Erfolg bemühten, eine parallele Konjugation der Chromosomen nachzuweisen. — Auch später ist dieselbe Hypothese durch die Arbeiten von Lagerberg 1906, Yamanouchi 1908, Rosenberg 1908, Overton 1909 u. a. auf botanischem Gebiet gestützt worden.

Immer noch besteht aber zwischen dieser Richtung auf der einen Seite und der zuerst erwähnten, von Schaffner, Farmer, Mottier und ihren Nachfolgern (Farmer and Moore 1905, Mottier 1905, 07, 09, Schaffner 1906, 09, Lewis 1908, Yamanouchi 1909, Davis 1909) verteidigten Auffassung, ein lebhafter Streit. — Die letzteren glauben nämlich durch neue Untersuchungen, zum Teil wieder an demselben Material, ihre ältere Auffassung, daß die bivalenten Chromosomen durch Zusammenlegung je zweier zuerst endweise verknüpften Fädchen entstehen, bestätigen zu können.

Wie es aus dieser Übersicht hervorgeht, ist das von mir benutzte Material schon früher zur Begründung einer Reihe unter sich verschiedener Hypothesen verwertet worden; ja einzelne Verfasser haben (Mottier 1897—1903—1905; Grégoire 1899—1904, Strasburger 1904—1905) in nacheinander folgenden Arbeiten in diesem selben Material für verschiedene Auffassungen eine Stütze gesucht.

Gegenüber diesen verschiedenen Deutungen einer und derselben Reihe von Vorgängen wird es von Interesse sein, die für dieselben entscheidenden Beobachtungen etwas näher zu betrachten.

In betreff der von Schaffner, Farmer, Mottier u. a. vertretenen Auffassung der bivalenten Chromosomen kann ich mich kurz fassen, indem ich mich, soweit meine eigenen Erfahrungen reichen, der von Grégoire (1904, 1907) und Berghs (1904) gegen diese Richtung geübten Kritik in allem Wesentlichen anschließen kann. — Auch in den später erschienenen Arbeiten (Lewis 1908, Mottier 1909, Schaffner 1909, Yamanouchi 1909, Davis 1909) habe ich nichts gefunden, was eine Entstehung der bivalenten Chromosomen durch endweise Konjugation mit nachfolgender Zusammenbiegung der Konjuganten beweisen könnte.

Es wird hier von größerem Interesse sein, zu untersuchen, ob zwischen Forschern, die eine parallele Konjugation beschrieben haben, immer noch in betreff ihrer Auffassung der Reifungsteilungen Differenzen bestehen, und ob diese Differenzen in tatsächlichen Beobachtungen begründet oder nur theoretischer Natur sind.

Eine Entscheidung der Frage nach der Natur der Reifungsteilungen ist, unter der Voraussetzung einer parallelen Konjugation der Chromo-

somen, nicht so viel in den Teilungen selbst als in den Konjugationsvorgängen zu suchen. — Der springende Punkt bei einer solchen Entscheidung ist in der Frage zu sehen, ob die konjugierenden Chromosomen miteinander verschmelzen oder getrennt bleiben. Im ersten Fall würde sich die erste Reifungsteilung nur als eine Teilung der »Mixochromosomen« charakterisieren lassen, im zweiten dagegen wäre für das Vorkommen einer Reduktionsteilung die nötige Grundlage vorhanden.

Ich werde daher im folgenden sowohl von botanischer als von zoologischer Seite eine Reihe Beobachtungen über diesen Punkt zusammenstellen, indem ich, soweit möglich, die Verfasser mit ihren eigenen Worten sprechen lassen werde.

IV. Verschmelzen die parallel konjugierenden Chromosomen oder bewahren sie ihre Selbständigkeit?

In der soeben erschienenen Arbeit von Grégoire (1910) wird von der ganzen Reifungsliteratur eine sehr übersichtliche Darstellung gegeben. — Wir finden hier die eine parallele Konjugation der Chromosomen voraussetzenden Forscher auf zwei Gruppen verteilt. Die erste Gruppe wird von den Forschern gebildet, die in der Chromosomenkonjugation nur eine Pseudoreduktion, in der ersten Reifungsteilung aber eine Reduktionsteilung ersehen (préréduction hétérohoméotypique avec pseudo-réduction parasyndétique); hier gehören, nach Grégoire, die große Mehrzahl der botanischen sowohl als der zoologischen Cytologen hin. — Zur zweiten Gruppe sind diejenigen Forscher hinzuzurechnen, die schon in der Prophase der ersten Reifungsteilung eine Zahlenreduktion vollbracht glauben, während sie die beiden Reifungsmitosen als äquationelle Teilungen der bivalenten Chromosomen betrachten (Prophase euméiotique par zygoténie définitive). Diese von mir (1905, 06, 07, 08 b) vertretene Auffassung wird, nach Grégoire, außerdem nur von Vejdovsky (1907) und von Winiwarter et Sainmont (1909) geteilt.

Eine solche Gruppierung würde aber ganz anders ausfallen, wenn die betreffenden Arbeiten, ohne Rücksicht auf die theoretischen Auffassungen der Verfasser, nur auf Grundlage der in ihnen enthaltenen Beobachtungen über die Chromosomenkonjugation verteilt werden sollten. — Mit Bezug auf diesen, für die ganze Reifungsfrage so wichtigen Punkt stimmen nämlich sowohl auf botanischem als auf zoologischem Gebiete eine ganze Reihe von Forschern darin überein, daß sie eine mehr oder weniger intime Verschmelzung der konjugierenden Chromosomen beschreiben, wodurch die tatsächliche Grundlage einer Auffassung der ersten Reifungsmitose als Reduktionsteilung verloren geht.

In werde im folgenden zuerst eine Reihe auf botanischem Gebiete gemachten Befunde zusammenstellen, um später auch aus dem Gebiete der Zoologie eine Anzahl, wie mir scheint, einwandfreie Beobachtungen hinzuzufügen.

Berghs (1904) beschreibt für *Allium*, wie die parallele Konjugation der »segments chromatiques« von einem Stadium nachgefolgt wird, auf welchem die Chromatinfädchen einheitlich erscheinen: «On n'y trouve plus de ces dualités» (S. 29). — Über die später erfolgende Chromosomenbildung für die erste Reifungsteilung sagt er weiter (1904 auf S. 10), daß sie aus einem «filament originairement simple en apparence et que nous avons vu se cliver», entstanden seien.

Allen ist in *Lilium* zu ganz entsprechenden Resultaten gekommen. Nach der Beschreibung einer parallelen Konjugation der Chromosomen heißt es (1905 a. S. 197): "After a considerable time all signs of a double nature disappear and the synaptic mass contains apparently a single relatively thick thread". — (S. 202) "The thread, as shown by cross sections, is practically cylindrical". — (S. 204) "The fusion has been to all appearance complete and has continued over a long period".

In einer folgenden Arbeit (1905 b) findet er wieder in den Pollenmutterzellen derselben Art nach paralleler Konjugation (S. 79) »einen einzigen, verhältnismäßig dicken Faden . . ., der in seinem Aussehen kein Zeichen seiner Entstehungsweise verrät«.

Auch Miyake (1905) sagt über »das Doppelchromosom« verschiedener monokotylen Pflanzen (S. 97) »es ist von Anfang an doppelt und nur im Knänelstadium eine Zeitlang zu einem einzigen Faden verschmolzen«.

Bei Rosenberg (1905) finden wir (S. 11): »In späteren Stadien, wo der Kern aus dem Synapsisstadium ausgetreten ist, sind alle Fäden einfach und ungefähr doppelt so dick als die dünneren in Synapsis.« — Und weiter (S. 18) »Es scheint mir, daß bei den jetzt untersuchten Pflanzen das Spiremstadium der wichtigste Zustand in dem Entwicklungsgang dieser Teilung ist« . . . »vielleicht findet hier eine ‚Verschmelzung' oder ‚Auswechselung' der Gamosomen statt, deren näherer Verlauf uns noch unbekannt bleibt«.

Bei Overton (1905), der nach Untersuchung verschiedener Dikotylen ohne Vorbehalt zugunsten der Annahme einer Reduktionsteilung seinen Standpunkt nimmt, finden wir jedoch die Meinung ausgesprochen, daß (S. 150) »in der Synapsis . . . allem Anschein nach die elterlichen Chromosomen in Wechselbeziehung« treten. — In einer späteren Arbeit (1909) beschreibt dieser Verfasser, wie die während der Präsynapsis existierenden Chromosomenpaare (S. 50) "become most intimately associated during

the post-synapsis spirem stages. If symmixis is to occur, it is apparent then, that this period is most favourable for any interchange of discrete particles, or even for chemical influence".

Tischler (1905) sagt über die Chromosomenkonjugation in Ribeshybriden (S. 572): »Die heterotype Teilung wird eingeleitet durch ein Synapsisstadium, bei dessen Beginn eine Verschmelzung von zwei parallel liegenden Fäden zu einem erfolgt.« — (S. 553) »Während des engen Verschlungenseins könnte nun möglicherweise ein Stoffaustausch erfolgen, wie das de Vries zuerst angenommen hat.«

Lagerberg (1906) hat bei *Adoxa* gefunden, daß (S. 87) zwei parallele Fadensysteme in die Synapsis hineintreten »um während der immer fortschreitenden Zusammenballung zu verschmelzen«. — (S. 86) »Die Doppelnatur des Fadens ist jetzt nicht möglich zu konstatieren, der Faden selbst ist sehr kontrahiert und gleich dick.« — »Das dicke Fadenstadium scheint eine Periode von relativer Ruhe zu bilden, wenn man aus dem äußerst häufigen Vorkommen an meinen Präparaten darauf schließen mag.«

Sämtliche hier zitierten Verfasser[1]) glauben, trotz der von ihnen beobachteten Verschmelzung der konjugierenden Chromosomen, in der ersten Reifungsteilung eine Reduktionsteilung zu erkennen, indem sie sich meistens an die von Grégoire (1904) und Berghs (1904) gegebene Begründung dieser Auffassung anschließen.

Wir müssen daher auch hier die Resultate dieser beiden Forscher etwas näher ins Auge fassen.

Die Annahme, daß die Längsspalte des zuvor anscheinend einheitlichen «spirème épais» mit dem früher sichtbaren Konjugationsplan identisch sei, wird von den eben erwähnten Forschern durch das eigentümliche Verhalten der Chromosomen in der späteren Prophase begründet. — So finden wir bei Berghs (1904 b, S. 31) folgendes:

«Dans les cinèses somatiques, où le clivage est réel, c'est-à-dire se produit dans un filament chromosomique réellement simple, la fente est toujours relativement petite, et les deux moitiés-sœurs restent toujours en position parallèle, quelle que soit la courbure du chromosome. Ici, au contraire, le clivage s'accompagne d'écarts surprenants.» . . . «Cette différence entre la division longitudinale somatique et le dédoublement longitudinal du spirème hétérotypique ne s'explique pas si ces

[1]) In einer soeben erschienenen Arbeit (1910) scheint Tischler seinen früheren Standpunkt verlassen zu haben, indem er sich zugunsten einer völligen Verschmelzung der konjugierenden Chromosomen ausspricht.

deux phénomènes ont la même valeur. Au contraire, on la comprend aisément si la «division longitudinale hétérotypique» n'est que la réapparition de deux filaments primitivement accolés.»

Noch vor ihrer Veröffentlichung war diese Arbeit von BERGHS von seinem Lehrer GRÉGOIRE (1904) zitiert und kommentiert worden. Auch er sieht in der großen Entfernung der Schwesterchromosomen in der Prophase der ersten Reifungsteilung ein wesentliches Argument für die reduktionelle Natur dieser Mitose: «Ce dédoublement en effet diffère absolument d'une division longitudinale somatique. Dans celle-ci, les deux moitiés sont toujours assez étroitement rapprochées. Dans l'hétérotypie, au contraire, les filaments jumeaux montrent souvent, dès leur apparition, des écartements considérables, extrêmement frappants». — In einer späteren Arbeit werden von GRÉGOIRE (1907) auch die Überkreuzungen (entrelacements) der Chromosomen als «absolument caractéristiques de la prophase hétérotypique», in Anspruch genommen.

Die Unzulänglichkeit dieser Argumente ist schon durch meinen Nachweis ebensolcher Entfernung (*Nereis*) und ebensolcher Überkreuzung (*Allium*) der Tochterchromosomen auch in somatischen Mitosen (BONNEVIE 1908 a, b) bewiesen worden.

GRÉGOIRE meint aber in der zuletzt erwähnten Arbeit (1907) auch in dem gegenseitigen Verhältnis der Chromatinfädchen während ihrer Konjugation für ihr Getrenntbleiben einen Beweis zu sehen. — Zwar spricht er immer noch (S. 370) von einem «spirème épais», und fügt hinzu: «Nous entendons par là des rubans larges, apparemment indivis dans leur épaisseur». In betreff der früher besprochenen Befunde von BERGHS, in denen am Ende der Konjugation völlig einheitlich aussehende Chromatinfädchen sowohl beschrieben als abgebildet wurden, sagt GRÉGOIRE auch wieder, daß er (S. 377): «très nettement tous les aspects décrits et dessinés par BERGHS» wiedergefunden habe.

Neben diesen und ähnlichen Aussagen, die darauf hindeuten, daß Bilder eines anscheinend einheitlichen «spirème épais» auch in den Präparaten GRÉGOIRES vorkommen sollten, findet man aber auch die überraschende und gegen alle früheren Befunde streitende Behauptung, daß (S. 381) «à aucun moment, il ne se produit entre les filaments associés aucune espèce de fusion. Ces filaments demeurent, dans chaque paire, parfaitement distincts l'un de l'autre, à travers tout le stade de spirème épais.» In seinen beigefügten Abbildungen aus den Pollenmutterzellen von *Lilium speciosum*, die «toutes les étapes de l'histoire du spirème épais» umfassen sollen, sind überall nur unzweifelhafte Doppelfädchen dargestellt worden; man versteht nach diesen Abbildungen

kaum, wie Grégoire von einem «spirème épais» hat sprechen können. — In *Allium* soll, nach Grégoire, die Reifung in derselben Weise vor sich gehen, wie in *Lilium*.

Wie dieser Gegensatz zwischen Grégoire auf der einen Seite und allen übrigen *Allium*- (und *Lilium*-)Untersuchern auf der andern zu erklären ist, kann ich nicht sagen. — Nur möchte ich hier nochmals wiederholen, daß in meinen Präparaten von *Allium cepa* die durch Verschmelzung der konjugierenden Fädchen entstandenen Chromosomen während einer langen Periode, und zwar nach Färbung sowohl mit Eisen-Hämatoxylin als mit Safranin, völlig einheitlich erscheinen ohne Spalten oder Löcher. Sie scheinen dadurch von den Fädchen sowohl früherer als späterer Stadien, die nach genau derselben Behandlung deutliche Längsspalten aufweisen, absolut verschieden zu sein. — Meine Befunde stimmen auf diesem Punkt mit denjenigen der oben zitierten Botaniker aufs beste überein, während sie zu der Darstellung Grégoires[1]) in schroffem Gegensatz stehen.

Wir haben im obigen gesehen, daß eine Anzahl botanischer Cytologen, obwohl sie sämtlich der allgemein geltenden Auffassung der ersten Reifungsteilung als einer Reduktionsteilung theoretisch beitreten, jedoch in ihren

---

[1]) In seiner soeben erschienenen Arbeit wiederholt Grégoire (1910) seine Argumente zugunsten eines allgemein vorkommenden Getrenntbleibens der konjugierenden Chromosomen. — «Ce sur quoi nous insistons», heißt es hier (S. 358), «ce n'est pas simplement la présence dans les anses strepsitènes, d'écartements et d'entrelacements, mais le fait que ceux-ci se montrent très accentués dès le moment où se produit le dédoublement longitudinal.»

Auch mit Bezug auf den Zeitpunkt einer Spreizung der Tochterchromosomen habe ich aber in meinen Objekten keinen wesentlichen Unterschied zwischen Reifungs- und somatischen Mitosen konstatieren können. — Die kreuzförmigen Chromosomen der Prophase treten in den ersten Furchungsteilungen von *Nereis* auf demselben Stadium zutage wie in der ersten Reifungsteilung. — Auch in *Allium* ist der Unterschied zwischen beiden Zellenarten auf diesem Punkt rein relativer Natur. Die Spreizung der Schwesterfäden ist in der Prophase der ersten Reifungsteilung überhaupt viel mehr auffallend als in den somatischen Zellen, wo sie sich meistens sehr wenig geltend macht. Wenn aber ausnahmsweise auch hier eine Spreizung zutage tritt (Bonnevie, 1908a), scheint in betreff des Zeitpunktes ihres Auftretens zwischen einer Pollenmutterzelle und einer somatischen Zelle kein Unterschied zu bestehen.

Ein so relativer Charakter würde, wenn er auch überall nachgewiesen werden könnte, meiner Meinung nach, nicht genügen, um gegenüber den vielen Angaben einer Verschmelzung der konjugierenden Chromosomen (siehe oben) dennoch ein Getrenntbleiben derselben zu beweisen. — Ich kann daher auch keineswegs zugeben, daß für die Pflanzen eine allgemeine Geltung des heterohomeotypischen Schemas schon jetzt bewiesen sein sollte. (Grégoire, 1910, S. 365.)

Objekten ein Stadium mehr oder weniger intimer Verschmelzung der konjugierenden Chromosomen nachgewiesen haben. — Im folgenden werde ich einige Angaben über die Chromosomenkonjugation bei Tieren zusammenstellen, die auch (ohne Rücksicht auf Differenzen in der theoretischen Auffassung der Forscher) mit Bezug auf das Konjugationsstadium eine erfreuliche Übereinstimmung zeigen. — Ich werde dabei nur solche Arbeiten, in denen auf günstigen Objekten und in, wie mir scheint, einwandfreier Weise die ganze Serie der Konjugationsvorgänge dargestellt sind, in Betracht nehmen[1]).

Von Winiwarter (1901) schreibt über das betreffende Stadium im Kaninchen (S. 94): «Un point important à noter est que nulle part ces noyaux pachytènes ne montrent un parallélisme ou une dualité des filaments chromatiques tels qu'on le voit dans les noyaux synaptènes.»

Acht Jahre später (von Winiwarter et Saimont 1909, S. 210) finden wir wieder über dasselbe Stadium bei der Katze: «la structure double du filament disparaît totalement» . . . «Les cordons sont tous uniques, sans trace de dualité».

A. und K. E. Schreiner schreiben über *Myxine* (1904, S. 564): »Während wir unmittelbar nach dem Zusammenlegen in dem dicken Faden seine beiden Komponenten zu erkennen vermögen, wird dies in der Folge mit der Kontraktion der Fäden schwieriger oder sogar oft unmöglich.« — (1905, S. 228): »Die Zusammensetzung der beiden Fäden wird nach und nach so intim, daß die Doppelfäden auf den ersten Blick als einheitliche Chromatinbänder imponieren.«

Über *Tomopteris* heißt es (Schreiner 1906a, S. 17): »Nach und nach wird aber diese Längslichtung undeutlicher, indem die Vereinigung der beiden Komponenten der Doppelbänder intimer wird, wobei sich die Chromatinkörnchen, die eben früher die Doppelheit klar hervortreten ließen, gleichmäßiger verteilen.«

Bei *Salamandra* (Schreiner 1906b, S. 428): »die Querschnitte (der Chromatinschlingen) werden bald nach dem Eintreten der Konjugation rundlich, dabei wird die Doppelheit der Bänder vollkommen verwischt.«

Bei *Spinax* (Schreiner 1906b, S. 440): »In der ersten Zeit nach dem Eintreten der Konjugation tritt die Doppelheit der Schlingen deutlich hervor, und man sieht nicht selten eine geringfügige Spreizung ihrer äußersten Enden. Auch an späteren Stadien, nachdem die Schlingen

[1]) Aus diesem Grunde werde ich auch meine *Enteroxenos*-Arbeit (1906) außer Betracht lassen. — Eine Verschmelzung der konjugierenden Chromosomen in der Postsynapsis ist in dieser Arbeit zwar abgebildet (Fig. 42), nicht aber im Texte beschrieben worden.

durch Wachstum und Kontraktion breiter geworden sind, ist die Doppelheit ab und zu[1]) erkennbar.«

Maréchal (1907) schreibt über die Chromosomenkonjugation der Selachier (S. 34): «On ne peut manquer d'être frappé aussi d'un changement notable dans l'aspect des filaments: ce sont maintenant des noyaux épais, auxquels une succession de renflements très rapprochés donne une apparence plus ou moins moniliforme.»

Später schreibt er wieder (Maréchal et Saedeler 1909, S. 11) über Rajiden: «Cet ensemble de particularités . . ., crée la conviction impérieuse d'un rapprochement des filaments synaptiques, deux par deux, rapprochement qui peut aller, dans les tronçons épais, jusqu'à l'accolement complet.»

Janssens hat bei Amphibien ähnliches gefunden: So bei *Batrachoceps* (1905, S. 402): «Au point de vue de la réduction, il ne reste ici q'une difficulté, grande à notre avis; c'est l'explication même de la soudure si intime de ces deux chromosomes pendant tout le stade du bouquet. Cette soudure ressemble plus à une fusion qu'à une juxtaposition temporaire.»

Bei *Alytes* (J. et Willems 1908, S. 155): «Les anses pachytènes nous y apparaissent presque toujours d'une unité très remarquable.» — (S. 156): «. . . s'il n'y a pas fusion ou échange entr'eux (les deux zygosomes) on se demande s'il ne se passe pas cependant des phénomènes très importants, pendant que ces deux éléments semblent si intimement unis et sont en tous cas très rapprochés.»

Vejdovsky (1907) schreibt endlich über dasselbe Stadium bei Oligochäten (S. 11): »Bei allen Enchyträiden kommt es zur tatsächlichen Vereinigung je zweier Chromosomen zu einem einheitlichen Faden, ohne jede Spur eines Längsspaltes, so daß die Substanzen beider Chromosomen sich mischen müssen.«

Diese im obigen angeführten Angaben[2]) mögen genügen, um zu zeigen, daß in den verschiedensten, sowohl pflanzlichen als tierischen

[1]) Aus dieser Äußerung läßt sich wohl mit Recht der Schluß ziehen, daß auf diesen Stadien eine Doppelheit meistens nicht erkennbar ist.

[2]) Die Angaben eines einheitlichen Chromatinfadens während der Postsynapsis könnten ohne Schwierigkeit vervielfacht werden, wenn auch solche Arbeiten, in denen eine parallele Konjugation nicht beschrieben worden ist, mit in Betracht genommen werden sollten.

Objekten die Konjugation der Chromosomen so intim ist, daß ein Selbständigbleiben der einzelnen Konjuganten während dieser Periode nicht behauptet werden darf.

Somit wird aber in den optisch wahrnehmbaren Verhältnissen dieser Objekte für die Annahme einer Reduktionsteilung auch keine Grundlage mehr vorhanden sein. — Wie in *Allium* läßt sich in sämtlichen diesen Objekten nur so viel beobachten, daß die durch paarweise parallele Konjugation entstandenen Mixochromosomen in den beiden Reifungsteilungen zweimal längsgeteilt werden.

Die Frage wird sich dann nur noch stellen müssen, ob dieses auf morphologischer Grundlage gewonnene Resultat auch mit den experimentellen Befunden der Erblichkeitsforschung in Übereinstimmung gebracht werden kann. — Bevor ich zur Beantwortung dieser Frage übergehe, möchte ich jedoch zuerst zu gewissen Befunden und Theorien andrer Forscher auf Grundlage meiner eigenen Resultate Stellung nehmen.

V. Die Rolle des Chromatinknotens (Chromoplasten Janssens).

Die auffallende Ähnlichkeit zwischen den Chromatinverhältnissen von *Allium* und denjenigen der Amphibien bezieht sich nicht nur auf die Form und Lage der Chromosomen während der Mitose; auch während der Kernruhe scheinen in diesen beiden so weit voneinander entfernten Formengruppen eine völlige Übereinstimmung der Chromatinverhältnisse zu herrschen.

Ich denke hier nicht so sehr an die während der Interkinese von *Amphiuma* in derselben Weise wie in *Allium* vor sich gehende Verjüngung der Chromosomen, als vielmehr an die große Ähnlichkeit des »Chromoplasten« (Janssens 1905) von *Batrachoceps*, mit dem von mir in *Allium*, wie früher auch in *Enteroxenos* (1905, 06) beschriebenen »Chromatinknoten«. — Indem ich auf die Beschreibungen der erwähnten Objekte hinweise, möchte ich hier nur die folgenden Punkte hervorheben.

In *Allium* lassen sich, wie in *Batrachoceps* zweierlei Nucleolen unterscheiden, 1. die »echten Nucleolen« mit glatt abgerundeter Oberfläche, die von den Chromatinstrukturen des Kernes unabhängig scheinen, und 2. der »Chromatinknoten« (»Chromoplasten«) mit zackiger Oberfläche, von welcher die Chromatinfädchen in mehr oder weniger deutlich radiärer Anordnung ausstrahlen.

In beiden Objekten tritt der letztere in der frühen Telophase und an der Stelle des Kernes, wo sich die V-förmigen Chromosomen mit ihren Spitzen berühren, zuerst zum Vorschein. Er behält während der »Kern-

ruhe« seine oberflächliche Lage im Kern bei, bis er während des Heranwachsens der Chromosomen in der Prophase allmählich an Größe abnimmt und zuletzt völlig aufgelöst wird. — In *Allium* geht es dabei deutlich hervor, daß aus dem letzten Rest des Chromatinknotens die Spitzen einer Anzahl V-förmiger Chromosomen hervorgehen, und zwar genau in derselben Anordnung, in welcher die Chromosomen der Telophase in die Bildung des Knotens zuerst hineingegangen waren.

Aus diesem Verhalten des Chromatinknotens, sowie aus der durchgehenden Übereinstimmung seines Auftretens in so verschiedenen Formen scheint es mit Sicherheit hervorzugehen, daß die Bildung eines solchen Knotens in den betreffenden Objekten mit gesetzmäßigen Umbildungen der Chromosomen während der »Kernruhe« in ursächlichem Zusammenhang steht.

In dieser Richtung hat sich auch JANSSENS schon ausgesprochen, indem er den Chromoplasten (1905, S. 393): «comme une substance» betrachtet «destinée à être absorbée par les chromosomes à la fin du stade auxocytaire, comme il semble, qu'elle a été excrétée par eux au commencement de ce stade». — In einer späteren Arbeit (JANSSENS et WILLEMS 1908) heißt es wieder (S. 164): «Ces nucléoles se constituent aux télophases plus ou moins avancées et resultent d'une sorte d'exsudation de la matière nucléinienne de l'intérieur de la masse des chromosomes». «. . . Nous pensons que la matière chromatique des chromoplastes rentre toujours dans les chromosomes au moment de leur épaississement aux prophases».

Mit diesen Aussagen stimmt es wohl überein, wenn ich in *Allium* die Bildung des Chromatinknotens mit der hier in jeder Telophase vor sich gehenden Verjüngung der Chromosomen in Verbindung setze. — Die relativ großen V-förmigen Tochterchromosomen der Telophase werden zu dünnen Spiralfäden verjüngt, während die von jedem derselben abgegebene Substanz gegen ihre winkelig gebogenen Mitten hinströmt, um in dem hier gebildeten Chromatinknoten abgelagert zu werden. Ein Teil dieser Substanz wird wahrscheinlich, in *Allium* wie in *Enteroxenos*, durch die Bildung eines oder mehrerer Nucleolen vom Chromatinknoten wieder ausgeschieden, das Übrige nimmt während der Prophase an der Bildung der jungen Chromosomen wieder teil. — Dies Teilnehmen des Chromatinknotens an der Chromosomenbildung scheint aber in *Allium* nicht in einem Rückströmen der von den Telophasenchromosomen abgegebenen Substanz, sondern vielmehr nur darin zu bestehen, daß die zur Bildung eines Chromatinknotens zusammengetretenen Chromosomenteile sich jetzt wieder voneinander lösen. — Die Volumenzunahme der

Chromatinfädchen während der Prophase scheint nämlich zur Größe des Chromatinknotens in keinem irgendwie konstanten Verhältnis zu stehen. Sie wird wahrscheinlich, wie ich schon früher (1908a) hervorgehoben habe, durch Flüssigkeitsaufnahme von außen her bewerkstelligt; daraufhin deutet die ganze Reihe von Formveränderungen der chromatischen Spiralfäden, die sowohl vor wie nach der Auflösung des Chromatinknotens mit ihrer Volumenzunahme in Zusammenhang zu stehen scheinen.

Wenn ich die Bildung eines Chromatinknotens mit der Verjüngung der Chromosomen in Zusammenhang gesetzt habe, so möchte ich damit nicht gesagt haben, daß diese beiden Prozesse überall und notwendig mit einander in Zusammenhang stehen müssen. — Daß dies nicht der Fall ist, geht in der Tat aus einem Vergleich zwischen den Wurzelzellen von *Allium* (Bonnevie 1908a) und den Zellen der Pollensackanlage derselben Species deutlich genug hervor. In beiden Zellenformen habe ich eine Verjüngung der Chromosomen beobachten können; nur in den zuletzt erwähnten findet man aber konstant einen typischen Chromatinknoten vor.

Dieser Unterschied läßt sich durch die für beide Organanlagen charakteristische Form der Zellen und ihrer Kerne verstehen. Die Pollensackzellen haben einen annähernd cirkulären Querschnitt mit entsprechender, halbkugeliger Anordnung der V-förmigen Tochterchromosomen im jungen Kern, so daß die Spitzen derselben in einem Punkt am Kernpol zusammenstoßen müssen, wo dann der Chromatinknoten gebildet wird. — In der Wurzelspitze dagegen sind die Zellen der oberflächlichen Schichten stark abgeplattet; die V-förmigen Chromosomen der jungen Kerne kommen daher auch nicht in cirkulärer Lage, sondern parallel nebeneinander zu liegen, und ihre Spitzen können so nicht mehr zur Bildung eines Chromatinknotens zusammenstoßen (Bonnevie 1908a, Fig. 40—49, 51).

VI. Ist während der Reifungsperiode ein mitotischer Vorgang eingeschoben — oder ausgefallen?

Die beiden hier als fraglich zusammengestellten Auffassungen haben, wie bekannt, in der cytologischen Literatur ihre Vertreter gefunden, indem die erste Reifungsteilung von Grégoire, Schreiner u. a. als ein in die Reihe der Mitosen hinein geschobener Reduktionsvorgang betrachtet wird, während auf der andern Seite R. Hertwig und seine Schüler die eigentümlichen Chromatinzustände der Oo- bzw. Spermatocytenkerne als abortive Mitosen gedeutet haben.

Wie ich schon früher ausgesprochen habe (1908b), würde sich die

erstere dieser beiden Auffassungen mit meinen Erfahrungen schon deswegen nicht in Übereinstimmung bringen lassen, als sie mit dem Gedanken an eine Reduktionsteilung so fest verbunden ist. — Auf Grundlage meiner neuen Untersuchungen muß ich mich jetzt auch noch aus andern Gründen zu einer solchen Annahme ablehnend stellen.

Die Auffassung Grégoires vom gegenseitigen Verhalten beider Reifungsteilungen wurde zuerst (1904) in den folgenden Worten ausgedrückt: »Il faut considérer les ‚cinèses de maturation' non pas comme deux cinèses consécutives, empiétant plus ou moins l'une sur l'autre, mais comme une seule cinèse, — la dernière sporogoniale, — dans la quelle s'intercale un processus réducteur caryocinétique, et qui par conséquent, au lieu de produire deux noyaux comme une cinèse ordinaire, en produit quatre«.

Ganz ähnliches wurde später auch von A. Schreiner (1906) ausgesprochen. Die einzelnen Chromosomen stehen in den jungen Oo- bzw. Spermatocyten schon zur Teilung bereit; diese Teilung wird aber von einem andern Prozeß (Chromosomenkonjugation mit nachfolgender Reduktionsteilung), durch welchen eine Verteilung der Chromosomen auf zwei Zellen erreicht wird, unterbrochen, um erst nach dem Abschluß dieses Reduktionsvorganges in der zweiten Reifungsteilung vollendet zu werden.

Nach einer solchen Auffassung sollte also in der ganzen Reifungsperiode nur eine Mitose, diejenige der zweiten Reifungsteilung, und dementsprechend auch nur eine Chromosomengeneration vorhanden sein, indem die aus der letzten gonialen Mitose herstammenden Chromosomen erst in der zweiten Reifungsmitose geteilt werden sollten.

Dies stimmt mit meinen Befunden an *Allium* nicht überein. — Sowohl in den Zellen der Wurzelspitze als auch in denjenigen der Pollensackanlage habe ich bei dieser Art in jeder Telophase eine Verjüngung der Chromosomen konstatieren können; der Übergang von einer Generation der Chromosomen bis zur nächsten wird also in den somatischen Zellen von *Allium* jedesmal durch eine Verjüngung der Chromosomen vermittelt, während innerhalb einer Chromosomengeneration ein ähnlicher Vorgang nie beobachtet wird. — Diese Erfahrungen lassen sich für eine Beurteilung der Reifungsperiode dieser selben Art auch wohl verwerten. Es zeigt sich dann aber, daß während der Reifungsperiode nicht nur eine Chromosomengeneration, sondern deren zwei repräsentiert sind, indem zwischen beiden Reifungsteilungen eine Verjüngung der Chromatinfäden in genau derselben Weise wie zwischen je zwei somatischen Mitosen be-

schrieben werden konnte. Nur ist hier zwischen Verjüngung und Teilung der Chromosomen die gewöhnliche Reihenfolge verändert worden[1]).

Ohne den Tatsachen Gewalt anzutun, lassen sich, nach dem obigen, meine in *Allium* gemachten Befunde in das GRÉGOIREsche Schema nicht hineinpassen. Die beiden Reifungsteilungen zeigen sich auch nicht mit Bezug auf die Grenzen der Chromosomengenerationen von den somatischen Mitosen wesentlich verschieden.

Wir gehen dann zu der andern Seite unsrer Frage über, indem wir die von WOLTERECK (1898) und von R. HERTWIG (1908) aufgestellte Hypothese, daß während der Wachstumsperiode der Keimzellen abortive Teilungsversuche abgespielt werden sollen, auf die in *Allium* gefundenen Verhältnisse prüfen werden. — Diese Hypothese würde, wie ich schon früher ausgesprochen habe (1908b), mit meiner Auffassung der Reifungsteilungen an und für sich nicht unvereinbar sein. Doch kann ich heute zufügen, daß in den Pollenmutterzellen von *Allium* für einen solchen Gedanken keine Anhaltspunkte gefunden worden sind.

Jede Zellteilung ist, nach HERTWIG (1908), durch eine Kernplasmaspannung verursacht, dadurch hervorgerufen, daß (S. 20): »sich von einer Zellteilung zur andern allmählich ein Mißverhältnis zwischen Masse des Kernes und Masse des Protoplasmas« entwickelt, indem die »Kernplasmarelation . . . eine Verschiebung zuungunsten des Kernes« erfahren muß. In Analogie mit der aus der künstlichen Parthenogenese bekannten Riesenkernbildung, die in einer wiederholten Chromosomenteilung, ohne Kern- und Zellteilung, ihren Grund hat, werden wir nach HERTWIG (S. 29) »darauf hingewiesen, auch die normalen Vorkommnisse riesiger Zellen mit riesigen Kernen und ihre Entstehung aus kleinen einkernigen Zellen darauf zurückzuführen, daß die periodisch eintretenden Kernplasmaspannungen durch Vervielfältigung des Chromatins, aber ohne Kern- und Zellteilung, ausgeglichen werden.«

Das regelmäßige Auftreten solcher Vorkommnisse in der Keimbahn wird durch einen Vergleich mit Protozoenkulturen erklärt (S. 30): »Auf Zeiten lebhafter Vermehrung folgt bei Protozoen eine Zeit, in welcher

[1]) Für eine Beurteilung der beiden Reifungsmitosen wird diese Eigentümlichkeit der Interkinese keine Bedeutung haben. Die Chromosomen der zweiten Reifungsteilung stehen immer noch zu denjenigen der ersten in demselben Verhältnis wie es mit den Chromosomen je zweier nacheinander folgenden somatischen Mitosen der Fall ist, indem die paarweise vereinigten Schwesterchromosomen der zweiten Reifungsteilung durch die gewöhnlichen Prozesse, Verjüngung und Längsteilung, aus je einem Tochterchromosom der ersten Reifungsteilung entstanden sind.

Assimilation und Vermehrung darniederliegen. So würde auch die Vermehrung der Geschlechtszellen durch eine Depressionsperiode unterbrochen werden, während welcher die Vermehrung aufhört, nur mit dem Unterschied, daß bei den Eiern die Fähigkeit zum Assimilieren erhalten bleibt.« — Eine Stütze seiner Hypothese findet HERTWIG in der (S. 29) »so viel in der Literatur besprochenen Bildung von Doppelchromosomen, dem ‚diplotänen Stadium' der Geschlechtszellen,« das er »als Zeichen einer ersten Abortivteilung auffassen möchte« (S. 31, Anm.).

Diese Auffassung HERTWIGS wird von einer Reihe seiner Schüler (WASSILIEFF 1907, POPOFF 1907 a. b, 1908, 1910, JÖRGENSEN 1908, 1910) geteilt, und ist besonders von POPOFF auch weiter ausgeformt worden.

Die rein deduktive Entstehung dieser Hypothese mag es vielleicht verständlich machen, daß die erwähnten Verfasser unter sich in betreff des Stadiums, auf welchem eine abortive Mitose zu suchen sei, nur schlecht übereinstimmen. Während nämlich HERTWIG, wie schon oben erwähnt, in dem »diplotänen Stadium« eine abortive Mitose zu erblicken glaubt, wird sie von WASSILIEFF (1907) bei *Periplaneta* auf ein früheres Stadium der Wachstumsperiode hin verlegt; POPOFF (1907) endlich findet bei *Paludina* nicht nur einen, sondern zwei Teilungsversuche — »das erste Mal im Moment der Längsspaltung der Chromatinschleifen, welcher Vorgang ja, wie bekannt, jeder Teilung der Zelle vorausgeht, und das zweite Mal mit der Tetradenausbildung«. — »In beiden Fällen aber«, fährt POPOFF weiter fort, »findet die Teilung nicht statt. Vielmehr nach dem zweiten Anlauf zur Teilung, d. i. nach dem Stadium mit ausgebildeten Tetradenchromosomen folgen Kernstadien (Diplotäne, Dyctiäne), welche zur Auflösung der Tetraden und zum Zurückkehren des Kernes in den Zustand vor dem Leptotänstadium führen« (POPOFF 1907b, S. 67).

Bei einer Nebeneinanderstellung dieser drei verschiedenen Darstellungen, die sich jedoch zum Teil auf dasselbe Material beziehen[1], muß die Unsicherheit des tatsächlichen Bodens dieser Hypothese stark in die Augen fallen. — Gegen dieselbe ist dann auch von GRÉGOIRE (1908) eine, wie mir scheint, völlig berechtigte Kritik gerichtet worden, die immer noch in vollem Umfang geltend ist.

Auch in späteren Arbeiten ist nämlich die HERTWIGsche Hypothese durch keine neue Tatsachen gestützt worden.

Zu dem von GRÉGOIRE schon Gesagten möchte ich hier nur noch einige Bemerkungen zufügen.

[1]) R. HERTWIG sieht nämlich in den Präparaten der beiden andern Forscher auch für seine eigene Auffassung eine Stütze.

Ganz unabhängig davon, ob das von der HERTWIGschen Schule zurechtgelegte Tatsachenmaterial oder ihre theoretische Beweisführung überzeugend wirken konnte, schien mir das Auftreten einer abortiven Mitose während der langen Reifungsperiode a priori nicht ausgeschlossen zu sein. — Die komplizierten Vorgänge dieser Periode lassen sich kaum als primäre Ereignisse auffassen; es ließe sich daher wohl denken, daß sie auf Grundlage zweier oder mehrerer der ursprünglichen Zell- und Chromosomengenerationen sich entwickelt haben könnten.

Ein solcher Gedanke würde ja aber so lange kein Interesse beanspruchen können, bis in den Keimzellen chromatische oder achromatische Strukturen nachgewiesen werden konnten, die mit den jetzt existierenden Mitosen nichts zu tun haben, die aber als Überbleibsel einer früher regulär auftretenden, jetzt abortiv gewordenen Mitose ihre Erklärung finden könnten. — Ich habe daher während meiner Untersuchung der *Allium*-Reifung genau darauf achtgegeben, ob Spuren einer solchen Mitose nachzuweisen seien — zwar aber mit völlig negativem Resultat.

HERTWIGS Vergleich zwischen der Riesenkernbildung bei künstlicher Parthenogenese und den Vorgängen der Wachstumsperiode der Eizellen setzt, wie wir gesehen haben, »periodisch eintretende Kernplasmaspannungen«, die »durch Vervielfältigung des Chromatins, aber ohne Kern- und Zellteilung, ausgeglichen werden« voraus. Mehrere Chromosomengenerationen sollten nach dieser Auffassung innerhalb einer Zellgeneration nacheinanderfolgen; man würde also bei genauer Beobachtung auch erwarten können, die cyclischen Umbildungen nacheinanderfolgender Chromosomengenerationen wahrzunehmen. Wenn, wie es von HERTWIG ausgesprochen wurde, das »diplotäne Stadium« eine abortive Mitose darstelle, dann wäre am Ende dieses Stadiums auch eine Verjüngung der beiden Längshälften der Chromatinfäden zu erwarten. — Der Nachweis einer solchen Verjüngung innerhalb der Wachstumsperiode einer männlichen[1]) Keimzelle würde überhaupt für die HERTWIGsche Hypothese eine wesentliche Stütze bilden, und ich habe mit großer Aufmerksamkeit und auf allen Stadien dieser Periode in den Pollenmutterzellen von *Allium* nach Spuren eines solchen Vorganges gesucht — ohne aber irgendetwas zu finden, was als eine Verjüngung gedeutet werden könnte. In dieser

[1]) Ich spreche hier ausdrücklich nur von den männlichen Keimzellen als denjenigen, in welchen die Reifungsvorgänge noch das ursprünglichste Bild erweisen. — Die Umbildungen des Oocytenkerns, die eine Dotterbildung begleiten, müssen wohl als sekundäre Erscheinungen aufgefaßt werden, und es läßt sich wohl denken, daß die feinfädige Verteilung des Chromatins im Keimbläschen auch durch eine sekundär eingeschobene Verjüngung der Chromosomen eingeleitet werden könnte.

Art, wo jede Chromosomengeneration von der vorhergehenden durch einen Verjüngungsprozeß getrennt wird, — hier zeigen sich die Chromosomen der Pollenmutterzellen mit allen von ihnen durchlaufenen Veränderungen als nur einer Generation angehörig, was mit der Annahme einer Chromosomenteilung ohne Kern- und Zellteilung nicht im Einklang steht.

Der Einwand wäre vielleicht hier berechtigt, daß bei einer abortiv gewordenen Mitose auch gewisse Züge der Chromosomenentwicklung rückgebildet sein könnten, so daß man sich auch hier mit Spüren einer in früheren Zeiten existierenden Teilung begnügen müßte.

Wir haben aber schon oben gesehen, daß eine ganze Reihe der der ersten Reifungsteilung vorangehenden Bilder (Fig. 18 u. 19, 28—40) mit entsprechenden Stadien aus der Prophase jeder somatischen Mitose parallelisiert werden können; sie können also nur als die Vorstufen der ersten Reifungsteilung aufgefaßt werden.

Übrig bleiben dann nur die um die Synapsis herum (Fig. 20—27) gruppierten Stadien der Pollenmutterkernentwicklung.

Wir haben während dieser Periode eine paarweise Annäherung je zweier, früher getrennt verlaufender Chromatinfädchen kennen gelernt, die zuletzt zur völligen Verschmelzung dieser Fädchen führt, — einen Prozeß also, der von Anfang bis zum Ende von dem Verhalten der Chromosomen bei der Mitose verschieden ist. Als Spuren einer abortiven Mitose lassen sich daher auch diese Vorgänge nicht auffassen.

Mit einer Betrachtung dieser in den jungen Pollenmutterzellen vor sich gehenden Veränderungen, die ich in *Allium* als eine parallele Konjugation der Chromosomen gedeutet habe, werden wir auf die von Häcker (1910) gegen eine solche Deutung gemachten Einwendungen, die in dem folgenden Abschnitt besprochen werden sollen, hinübergeführt.

VII. Ist die »Syndese« der Chromosomen den heterotypischen Charakteren der ersten Reifungsteilung zur Seite zu stellen?

Mit der von Häcker (1907, 1910) und seinen Schülern (siehe besonders Matschek 1910) vertretenen Auffassung der Reifungsperiode stimmen auch meine Resultate insoweit überein, als ich die beiden Reifungsteilungen weder von einander noch von andern Mitosen wesensverschieden gefunden habe, indem die heterotypischen Charaktere, die besonders der ersten Reifungsteilung ein eigentümliches Gepräge aufdrücken, gesammelt oder vereinzelt auch in gewissen somatischen Mitosen vorgefunden werden. — Wenn aber Häcker in dieser Tatsache ein Argument gegen die Lehre

einer parallelen Konjugation der Chromosomen sieht, dann vermag ich ihm nicht länger zu folgen.

Aus der Möglichkeit, die heterotypisch veränderten Reifungsmitosen auf gewöhnliche Mitosen zurückzuführen, glaubt Häcker den Schluß ziehen zu können, daß auch mit Bezug auf die übrigen Stadien der Reifungsperiode eine ebensolche Zurückführung sich ausführen lassen muß, — vor allem aber (1910, S. 186) »in bezug auf einen so fundamentalen Punkt, wie es die Entstehung und das Wesen der in den Prophasen auftretenden Chromosomenpaare ist.« Er sieht daher auch (1907, S. 115) »die regelmäßige Paarung oder Syndese der Chromosomen in den Vorstadien der Reifung als einen Spezialfall eines weiteren Komplexes von Erscheinungen« an, indem er »die kontinuierlichen Spireme, die unregelmäßigen Verkettungen und die regelmäßige Syndesis« als »drei unter dem Gesichtspunkt der Agglutination vereinigten Tatsachengruppen« miteinander in Zusammenhang setzt. — »Der Eindruck einer Parallelkonjugation« glaubt Häcker auf der andern Seite (1910, S. 184) »im wesentlichen durch die teilweise Koinzidenz zweier voneinander unabhängiger Erscheinungen hervorgerufen« — »nämlich erstens eines mehr zufälligen oder, besser gesagt, selbstverständlichen teilweisen Parallelismus der Fäden, wie er durch die in der Synapsisphase bestehende polare Anordnung der Kernsubstanzen bedingt wird, und zweitens einer verfrühten, bei den einzelnen Objekten und Individuen je nach dem physiologischen und Konservierungszustand bald früher, bald später, bald regelmäßiger, bald unregelmäßiger auftretenden primären Längsspaltung«.

Zu diesen Ausführungen Häckers möchte ich zuerst bemerken, daß ich die von ihm betonte logische Notwendigkeit einer Übereinstimmung sämtlicher Stadien der Reifungsperiode mit entsprechenden Stadien einer somatischen Mitose nicht recht einsehen kann. Im Gegenteil, wir wissen aus zahlreichen Untersuchungen, daß am Anfang dieser Periode die Chromatinstrukturen des Kernes Veränderungen erleiden müssen, die innerhalb der ganzen Keimbahn nur dies eine Mal stattfinden, indem auf diesem Stadium die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte reduziert wird. Nichts würde daher a priori mehr natürlich scheinen, als daß wir diese außerordentlichen Vorgänge auch an entsprechend außerordentlichen morphologischen Bildern gebunden finden würden, die also am Anfang der Reifungsperiode in die Reihe der mitotischen Vorgänge hineingeschoben sein müßten.

Dies ist aber eben, was wir für *Allium* konstatiert haben. Es hat sich bei dieser Art deutlich genug gezeigt, daß während alle Phasen einer

somatischen Mitose mit entsprechenden Vorgängen der heterotypischen parallelisiert werden können, so läßt sich diese Parallelisierung nicht ohne weiteres umkehren: zwischen der der letzten gonialen Mitose folgenden »Kernruhe« und der ersten Reifungsteilung lassen sich noch eine Reihe Bilder (Fig. 20—28) nachweisen, für welche man in einer somatischen Mitose ein Seitenstück vergebens suchen würde.

Die hier besprochenen Bilder lassen sich auch nicht in der von HÄCKER vorgeschlagenen Weise, durch Koinzidenz eines teilweisen Parallelismus mit einer verfrühten Längsteilung der Fäden, erklären; sie erlauben, so weit ich sehen kann, nur die eine Deutung einer paarweise parallelen Annäherung und Verschmelzung je zweier früher voneinander getrennten Fädchen. — Die zuerst zum Vorschein tretende, paarweise parallele Lage der Chromatinfädchen (Fig. 20 u. 21) könnte wohl für sich allein betrachtet noch als ein »zufälliger Parallelismus« aufgefaßt werden. Wenn aber in Betracht gezogen wird, einerseits daß in der somatischen Prophase solche Bilder nicht vorgefunden werden, und anderseits, daß in den jungen Pollenmutterzellen der zuerst zerstreut auftretende Parallelismus immer häufiger und regelmäßiger wird, bis alles Chromatin des Kernes zuletzt in parallelen Fädchenpaaren oder ihren Verschmelzungsprodukten gesammelt worden ist — dann bleibt für den Gedanken an eine Zufälligkeit hier kein Platz mehr übrig. Ich möchte auch ausdrücklich darauf aufmerksam machen, daß die Parallelisierung der Fädchenpaare auf einem Stadium zum Vorschein tritt, wenn eine polare Anordnung derselben sich noch nicht geltend gemacht hat.

Der Eindruck einer Chromosomenkonjugation soll, nach HÄCKER, auch zum Teil durch Verwechslung mit einer verfrühten Längsteilung der Fädchen hervorgerufen sein. — Auch dies läßt sich auf die Reifungsperiode in *Allium* nicht anwenden. Zwar sind gewisse Bilder aus der Periode der Konjugation (Fig. 23—26) denjenigen einer Längsteilung der Chromosomen (Fig. 8) sehr ähnlich. Je weiter wir jedoch in die Entwicklung dieser parallelen Fädchen zurückdringen, desto weniger ist von einer solchen Ähnlichkeit zu finden. Anstatt daß die beiden durch Längsteilung eines einheitlichen Fadens auf früheren Stadien einander näher liegen müßten, sehen wir nämlich hier das Umgekehrte stattfinden, indem der Abstand zwischen unsren parallelen Fädchen größer wird und ihr Verlauf unregelmäßiger, je länger wir in die Entwicklung zurückgreifen (Fig. 22, 21, 20). — Wenn meine Seriierung der Bilder richtig ist, dann lassen die in *Allium* stattfindenden Vorgänge keine andre Deutung zu, als diejenige einer parallelen Annäherung und Verschmelzung je zweier früher getrennt verlaufender Fädchen.

Ein Blick auf meine Tafeln wird, glaube ich, genügen, um in betreff der Seriierung die Richtigkeit meiner Darstellung festzustellen. Die kontinuierliche Entwicklung von dem Stadium eines ruhenden Kernes (Fig. 18) zu demjenigen eines mehr oder weniger stark in die Augen fallenden Parallelismus (Fig. 21) einerseits, und anderseits die ebenso kontinuierliche Entwicklung von dem am stärksten kontrahierten Synapsisbild (Fig. 22) durch die Auflockerung des Fadenknäuels bis in die erste Reifungsmitose (Fig. 23—29) läßt, glaube ich, an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig. Und in betreff des Überganges von Fig. 21 auf Fig. 22, wo wegen des großen Unterschieds der Bilder eine richtige Seriierung vielleicht in Zweifel gezogen werden könnte, möchte ich hier wieder auf das oben (S. 193) Gesagte hinweisen. — Die in beiden Abbildungen dargestellten Zellen wurden in einem Pollensack und zwar direkt nebeneinander vorgefunden, während ebensolche Bilder oder Übergänge zwischen denselben in diesem ganzen Pollensack gleichmäßig untereinander zerstreut vorgefunden wurden. Mit Kenntnis der außerordentlich regelmäßigen Entwicklung der Pollenmutterzellen, wodurch in einem Pollensack immer nur einander nahestehende Stadien vorzufinden sind, läßt sich das eben besprochene Auftreten der in Fig. 21 und 22 dargestellten Bilder nur so erklären, daß diese beiden Stadien einander außerordentlich nahe stehen, — daß aber eben auf diesem Punkt der Entwicklung die Chromatinsubstanz einer eingreifenden Veränderung unterliegt, die als eine Vorbedingung oder Begleiterscheinung der Chromosomenkonjugation aufgefaßt werden muß. Die große Variation der Bilder dieses kritischen Stadiums deutet darauf hin, daß durch die veränderte Konsistenz die Widerstandsfähigkeit der Chromatinsubstanz gegen äußere Einflüsse verringert, und eine gute Konservierung derselben in gleichem Maße erschwierigt worden ist.

Meine Befunde in *Allium* können nach dem obigen für eine Nebeneinanderstellung der »Syndese« (Häcker) mit den übrigen heterotypischen Charakteren der ersten Reifungsteilung nicht als Stütze dienen. Der Parallelismus der Chromatinfädchen im jungen Pollenmutterkern hat sich in *Allium* als Glied einer Reihe von Vorgängen sui generis erwiesen, durch welche eine Reduktion der Chromosomenzahl bewerkstelligt wird.

VIII. »La théorie de la chiasmatypie«. Unter diesem Namen hat Janssens (1909) in einer gedankenreichen und auf feinste Beobachtungen gegründeten Arbeit eine neue Darstellung der Chromosomenreifung gegeben, nach welcher jedes Chromosom in beiden Reifungsteilungen teils equationell teils aber auch reduktionell geteilt werden

sollte. Die einzelnen Abschnitte der Chromosomen seien insoweit voneinander unabhängig, als einige derselben mit einem entsprechenden Abschnitt des konjugierten Chromosoms völlig verschmelzen können, während andre ihre Selbständigkeit bewahren; je nachdem die eine oder andre dieser Alternative eintrifft, sei dann die erste oder die zweite Reifungsteilung als Reduktionsteilung gewisser Chromosomenabschnitte zu betrachten, zur selben Zeit wie sie die übrigen Abschnitte equationell längsteilen.

Ein solches Verhalten der Chromosomen wird, nach JANSSENS, durch die während der Prophase der ersten Reifungsteilung so konstant auftretenden Überkreuzungen der Tochterfäden eines bivalenten Chromosoms ermöglicht, indem er in denselben mehr oder weniger feste Verbindungen (»Chiasmen«) der beiden Fäden sieht. Das zwischen je zwei »Chiasmen« liegende Stück des Fadens wird ein »Chromosomen-Segment« genannt, und JANSSENS glaubt in diesen Segmenten eine Reihe unter sich mehr oder weniger selbständiger Chromosomenabschnitte vor sich zu haben. So finden wir (JANSSENS 1909, S. 402): «Quand les chromosomes se touchent aux chiasmas, . . . nous ne pensons pas qu'ils restent indépendants. Leurs filaments (Längshälften) subissent des contacts qui peuvent changer leurs rapports d'un segment au suivant. Il en résultera de nouvelles combinaisons segmentaires qui peuvent ne pas être les mêmes pour deux filaments d'un même chromosome, ou qui peuvent se produire pour le segment chromosomial entier.» — Diese neue Theorie (S. 406) «indique la signification de la conjugaison des chromosomes, qui, probablement déjà dans le stade pachytène, mettent les bouts de leurs segments en relation en vue du strepsinema», — und endlich gibt sie auch (S. 405) «une interprétation très simple au stade strepsinema, qui reste une énigme et une superfétation sans elle.»

Aus diesen und andern Angaben geht es klar hervor, daß JANSSENS in den Überkreuzungen je zweier Schwesterfäden auf dem »Strepsinemastadium« eine wichtige Stütze seiner Theorie und auf der andern Seite in der Lehre einer »Chiasmatypie« eine willkommene Erklärung dieser Überkreuzungen zu sehen glaubt.

Um diese von JANSSENS aufgestellte Hypothese zu prüfen, habe ich daher während meiner *Allium*-Untersuchung das Verhalten der überkreuzten Fädchen der ersten Reifungsteilung genau verfolgt, zur selben Zeit wie ich sie auch mit den Prophasenchromosomen somatischer Mitosen verglichen habe. — Die Resultate einer solchen Untersuchung sprechen aber nicht zugunsten einer «Théorie de la chiasmatypie».

Die längsgeteilten Mixochromosomen der ersten Reifungsteilung zeigen in *Allium* ein charakteristisches »Strepsinemabild« (Fig. 33—37).

Jedes einzelne aus seinem genetischen Zusammenhang losgerissene Chromosom würde auch hier in JANSSENS Theorie recht wohl hineinpassen, indem überall die durch »Chiasmen« von einander getrennten Chromosomen-Segmente sich nachweisen lassen. Die »Chiasmen« scheinen dabei auch in vielen Fällen so dicht und für eine optische Analyse so undurchdringbar zu sein, daß in ihrem Innern irgendwelche Vorgänge vorausgesetzt werden könnten.

Eine Betrachtung der ganzen Entwicklungsreihe der Mixochromosomen ergibt aber, daß die »Chiasmen« nicht, wie es die Theorie verlangt, von Anfang bis zum Ende des Strepsinemastadiums ihre Stelle bewahren, daß also auch die zwischen ihnen liegenden Chromosomensegmente keine fixe Größen sind. — Auf frühen Stadien des »Strepsinema« (Fig. 33 a u. b) werden immer nur Mixochromosomen mit dicht spiralig umeinander gewundenen Tochterfäden vorgefunden, — mit vielen »Chiasmen« also und kurzen »Segmenten«. Später lösen sich, mit der Verkürzung und Dickenzunahme der Mixochromosomen, auch die Spiralwindungen ihrer Tochterfäden (Fig. 34 u. 35), bis zuletzt nur eine oder zwei Überkreuzungen übrig bleiben. — Die »Chiasmen« der Metaphase können also nicht schon während der Chromosomenkonjugation vorbereitet worden sein.

Die allmählige Lösung der zuerst dichten Spiralwindungen der Schwesterchromosomen erinnert in ihrer ganzen Erscheinung so auffallend an eine Lösung der Windungen eines Seiles, daß ich nicht umhin kann, auch für das »Strepsinemastadium« der Chromosomen eine rein mechanische Bedeutung anzunehmen. — Eine solche Annahme wird um so mehr wahrscheinlich, wenn wir erinnern, daß eine Überkreuzung der Chromatinfädchen nicht nur der Reifungsperiode eigen ist, sondern daß sie auch in somatischen Zellen (Fig. 8—11) als Glied der allgemeinen Zellteilungsmechanik hineingeht.

Sowohl Mixochromosomen als somatische Chromosomen zeigen sich oft schon vor ihrer Längsteilung um ihre eigene Achse spiralig gedreht, und eben diese Drehung tritt dann nach vollendeter Teilung in den spiralig überkreuzten Tochterfädchen um so viel deutlicher zum Vorschein. — Der einzige Unterschied zwischen Pollenmutterzellen und somatischen Zellen mit Bezug auf diesen Punkt ist in der stärkeren Spreizung der überkreuzten Schwesterfäden und der längeren Dauer eines »Strepsinemastadiums« in den Pollenmutterzellen zu ersehen.

Die Überkreuzungen der zu einem bivalenten Chromosom gehörigen Tochterfäden können also an und für sich mit der Chromosomenreifung nichts zu tun haben. — Sie können in *Allium* nur als Ausdrücke gewisser in jeder Prophase innerhalb der Chromosomen wirksamer Kräfte auf-

gefaßt werden, und zwar scheint es natürlich, diese spiraligen Überkreuzungen der schon zur Zeit der Chromosomenverjüngung zum Vorschein tretenden Tendenz zur Spiraldrehung zur Seite zu stellen.

Obwohl daher auch ich, wie schon 1906 (S. 385 ff.) erwähnt und wie unten näher auseinander gesetzt werden soll, eine weitreichende Unabhängigkeit der Chromosomenbestandteile in betreff ihrer Verteilung auf die Keimzellen annehmen möchte, so habe ich doch in dem von mir untersuchten Material nichts gefunden, was für eine Annahme optisch wahrnehmbarer, voneinander unabhängiger Chromosomenteile, — wie es von JANSSENS Hypothese verlangt wird, — eine Stütze abgeben könnte.

IX. Die Reifungsperiode in *Allium cepa*, morphologisch und im Lichte der experimentellen Erblichkeitslehre betrachtet.

Meine über die Pollenreifung in *Allium* gewonnenen Resultate stimmen mit denjenigen VON WINIWARTERS und SAINMONTS (1909) sehr wohl überein, so wohl in der Tat, daß das von den erwähnten Verfassern (S. 214) gegebene Resumé ihrer Befunde über die Eireifung der Katze beinahe wörtlich auch für *Allium* Geltung haben könnte. Nur scheint die polare Anordnung der Chromatinfädchen in *Allium* weniger hervortretend zu sein als in der Katze. — Ein «stade poussièroïde», auf welchem die Chromatinfädchen staubförmig aufgelöst sind, läßt sich jedoch in *Allium* nicht nachweisen; selbst während der »Kernruhe« lassen sich feinste Fädchen unterscheiden, die später in derselben Weise aus dem Kernnetz herausdifferenziert werden, wie die Chromosomen der somatischen Mitose. Ein wesentlicher Punkt der Übereinstimmung ist aber darin zu sehen, daß eine polare Anordnung der Fädchen sich nicht schon gleichzeitig mit der Auflösung des Kernnetzes geltend macht, sondern erst nachdem die Chromatinfädchen in annähernd radiärer Anordnung zum Vorschein getreten sind.

In betreff der Bedeutung der Chromosomenkonjugation sind die erwähnten Forscher zu einem Resultat gekommen, das meine in mehreren Arbeiten ausgesprochene Auffassung, daß die Zahlenreduktion der Chromosomen durch ihre Konjugation geschieht, während beide Reifungsteilungen als Äquationsteilungen der bivalenten Chromosomen zu betrachten sind, in überzeugender Weise bestätigt. — VON WINIWARTER und SAINMONT haben eine völlige Verschmelzung der beiden zu einem Mixochromosom konjugierenden Chromatinfädchen gefunden, und können so den Schluß ziehen, daß die Zahlenreduktion der Chromosomen

(S. 231) «est donc, d'après nous, le résultat d'un accolement latéral, suivi d'une véritable fusion». Über dem Verhältnis der ersten Reifungsteilung zur Konjugationsebene finden wir weiter: «rien n'est moins certain . . ., que le plan de cette divisiou concorde avec le plan d'accolement; il peut être perpendiculaire à lui et aboutir à la séparation de deux chromosomes totalement différents de ceux qui ont donné naissance au cordon unique, par fusion». — Meine Befunde über die Reifungssperiode in *Allium* stehen mit dieser Anschauung im besten Einklang.

Endlich muß ich von Winiwarter und Sainmont auch darin zustimmen, daß die beiden Reifungsteilungen trotz ihrer äquationellen Natur insoweit mit somatischen Mitosen nicht gleichgestellt werden können, als ihre durch Konjugation entstandenen »Mixochromosomen« von den somatischen Chromosomen verschieden sind. — Was wir mit unsren optischen Hilfsmitteln erkennen können, ist nur die äußere Verschmelzung der konjugierenden Fädchen. Wir haben aber kein Mittel zu entscheiden, ob diese Verschmelzung sich bis auf die kleinsten Chromatineinheiten hinein erstreckt, oder ob vielleicht einzelne Teile der konjugierenden Chromosomen noch eine gegenseitige Selbständigkeit bewahren, um später wieder voneinander getrennt zu werden. — Eine Antwort dieser Frage läßt sich wohl nur durch Zusammenwirken morphologischer Untersuchungen mit den Resultaten der experimentellen Erblichkeitslehre erhoffen.

Die so allgemeine Verbreitung der Annahme einer Reduktionsteilung war zuerst wesentlich darin begründet, daß eben diese Annahme mit den experimentell gewonnenen Mendelschen Erblichkeitsgesetzen so wohl übereinzustimmen schien (Sutton 1903, Boveri 1904). — Durch eine, in einer der beiden Reifungsmitosen vor sich gehende, Trennung der zuvor konjugierten homologen Chromosomenteile, würde ja nämlich erreicht werden, daß am Ende der Reifungsperiode homologe väterliche und mütterliche Eigenschaftsträger in je zwei der vier aus einer Mutterzelle entstandenen Keimzellen vorhanden seien, was für eine Vererbuug nach dem Mendelschen Spaltungsgesetze eine geeignete cytologische Grundlage abgeben würde.

Diese zuerst so überzeugend wirkende Übereinstimmung zwischen cytologischen Befunden und experimentell gewonnenen Erblichkeitsresultaten hat jedoch später an Beweiskraft verloren, indem von beiden Seiten her auf Schwierigkeiten aufmerksam gemacht worden ist, die einer Zurückführung der Vererbung nach Mendels Gesetz auf die in einer Reduktionsteilung vor sich gehende Trennung je zweier früher konjugierter Chromosomen, im Wege stehen. — Die große Zahl der voneinander

unabhängigen, nach Mendels Gesetz vererbbaren Charaktere, die die reduzierte Chromosomenzahl der betreffenden Art weit überschreiten kann, ist wohl die am öftesten vorgeführte Einwendung. Sie läßt sich zwar teilweise dadurch beseitigen, daß nicht die Chromosomen selbst, sondern ihre einzelnen Partikeln als die zu trennenden Einheiten betrachtet werden, — und zwar indem man, wie es von Correns (1902) erörtert worden ist, zwischen den Anlagen, die vom nämlichen Elter stammen, eine gewisse Lockerung annimmt, so daß die sich in der Reduktionsteilung trennenden Chromosomen nicht mehr nur mütterliche oder nur väterliche Anlagen enthalten, sondern eine Mischung von beiden.

Schon bei einer solchen Hilfsannahme kann also nicht mehr von einer Reduktionsteilung der Chromosomen, sondern nur von einer solchen der Chromosomenpartikeln die Rede sein — und die vorausgesetzte Umlagerung und Auswechslung einzelner Anlagen oder Anlagenkomplexe setzt eine Verschmelzung der konjugierenden Chromosomen voraus, die wenigstens so intim gewesen sein muß, daß die einzelnen Teile derselben während einer kürzeren oder längeren Periode nicht optisch erkennbar waren. — Es ist ja nämlich bis heute noch keinem Cytologen gelungen, während der Chromosomenkonjugation diese für eine Übereinstimmung mit den experimentellen Resultaten notwendige Auswechslung gewisser Chromosomenpartikeln wirklich wahrzunehmen. Entweder ist von den Forschern ein völliges Selbständigbleiben der konjugierenden Chromosomen beschrieben worden (Grégoire) oder sie haben erkannt, daß während der Chromosomenkonjugation ein Stadium existiert, auf welchem die einzelnen Konjuganten nicht mehr verfolgt werden können (viele Botaniker und Zoologen, siehe oben S. 214ff.).

Eine weitere Schwierigkeit bietet, nach Correns (1902), »das gleichzeitige Vorkommen spaltender und nicht spaltender Anlagenpaare beim selben Bastard, weil hier die selbe Spaltung die einen Paare in die Anlagen zerlegen, die andern Paare so spalten soll, daß jedes Teilungsprodukt noch beide Anlagen besitzt«.

Für eine Erklärung solcher Fälle durch die Annahme einer Reduktionsteilung sind noch weitere Hilfsannahmen nötig, sei es, daß eine völlige Verschmelzung gewisser Anlagen bei einem Getrenntbleiben andrer Anlagen desselben Chromosomenpaares, oder vielleicht eine bestimmte Drehung der betreffenden Anlagenkomplexe im Verhältnis zur Teilungsebene der bivalenten Chromosomen vorausgesetzt wird, wie dies von Correns (1902) als eine theoretische Möglichkeit schon einmal auseinandergesetzt worden ist.

Es könnte vielleicht scheinen, daß zwischen der Annahme einer solchen Reduktionsteilung und der in meiner Arbeit, sowie auch von VEJDOVSKY (1907) und VON WINIWARTER und SAINMONT (1909) verfochtenen Auffassung kein wirklicher Gegensatz besteht. Auch wir haben ja während der äußeren Verschmelzung der konjugierenden Chromosomen ein Selbständigbleiben gewisser Teile derselben als eine Möglichkeit vorausgesetzt. Es könnte daher nur als ein Streit um Worte scheinen, wenn wir als eine modifizierte Äquationsteilung dieselbe Mitose betrachten wollen, die von andern Cytologen als eine modifizierte Reduktionsteilung aufgefaßt worden ist. Die Modifikation ist ja in beiden Fällen eine solche, daß diese beiden Begriffe sich in einer und derselben Realität begegnen können.

Der Gegensatz dieser streitenden Auffassungen ist aber nicht in dem verschiedenen Namen der ersten Reifungsteilung zu suchen, sondern vielmehr in der verschiedenen Haltung gegenüber der Frage, ob alle sich spaltenden Chromosomenpartikeln auch notwendig in einer und derselben Mitose, der ersten Reifungsteilung voneinander getrennt werden müssen, oder ob vielleicht beide Reifungsteilungen oder sogar auch andere Mitosen in einer solchen Spaltung mit beteiligt sein können.

Die wesentlichsten Gründe, die zugunsten einer solchen Gleichstellung beider Reifungsteilungen sprechen, habe ich, so weit sie aus dem morphologischen Forschungsgebiete zu nehmen sind, schon in früheren Arbeiten auseinandergesetzt. — Die Übereinstimmung beider Reifungsteilungen sowohl unter sich als mit somatischen Mitosen sprechen, indem die Eigentümlichkeiten der ersten Reifungsteilung nur als heterotypische Begleiterscheinungen der Chromosomenreifung aufgefaßt werden müssen, gegen eine Sonderstellung dieser Mitose. — Die von so vielen Forschern und in so vielen Objekten beschriebene Verschmelzung der konjugierenden Chromosomen schließt jede Möglichkeit aus, zwischen den konjugierenden Chromosomen einerseits und den Tochterchromosomen der ersten Reifungsteilung anderseits das genaue Verhältnis festzustellen, — und es existiert in der Tat in allen Objekten, wo eine solche Verschmelzung nachgewiesen worden ist, vom morphologischen Gesichtspunkt kein Grund, warum die erste Reifungsteilung für die Vererbung eine größere Rolle spielen sollte, als die zweite.

Die durch die Konjugation entstandenen Mixochromosomen werden in den beiden Reifungsteilungen zweimal, wahrscheinlich in zwei aufeinander senkrechten Ebenen, längsgeteilt, ohne daß wir sagen können, in welchem Verhältnis diese beiden Ebenen zu der ursprünglichen Konju-

gationsebene stehen. Beide Teilungen treten in vielen Objekten auch annähernd gleichzeitig ein und ohne irgendwelche Zeichen, daß zwischen ihnen ein wesentlicher Unterschied bestehen sollte.

Die experimentellen Erblichkeitsuntersuchungen haben auch keine Tatsachen zutage gebracht, die eine Bevorzugung einer der beiden Reifungsteilungen bei der Verteilung erblicher Anlagen auf die Keimzellen wahrscheinlich machen könnte. — Die MENDELsche Vererbungsweise verlangt zwar, wenn eine Erklärung derselben[1]) durch den Chromosomenbau möglich sei, daß die beiden Komponenten eines sich spaltenden Anlagenpaares auf je eine Hälfte der Keimzellen verteilt werden sollen, — also in je zwei der vier aus einer Mutterzelle entstehenden Keimzellen vorhanden sein müssen. Dies würde durch eine Trennung der zuvor konjugierten väterlichen und mütterlichen Anlagen in einer der beiden Reifungsteilungen eben erreicht werden. — Die experimentellen Resultate können aber darüber keinen Aufschluß geben, in welcher der beiden Teilungen eine solche Spaltung geschieht, oder überhaupt ob die Spaltungen alle nur in einer und derselben dieser beiden Mitosen vor sich gehen können.

Die weitreichende Unabhängigkeit der sich spaltenden Anlagen oder Anlagenkomplexe, die in vielen Objekten experimentell nachgewiesen worden ist, würde sich sogar leichter erklären lassen, wenn alle Spaltungen nicht nur durch die eine Reifungsmitose, sondern durch zwei, die Mixochromosomen in verschiedenen Ebenen durchschneidende Teilungen vor sich gehen. Die verschiedenen homologen Anlagen würden dann, je nach ihrem Verhalten innerhalb der Mixochromosomen in der ersten oder in der zweiten Reifungsteilung, oder vielleicht in keiner von beiden voneinander getrennt werden können.

Die vier aus einer Mutterzelle stammenden Keimzellen würden unter dieser Voraussetzung alle ungleich werden. In betreff jedes einzelnen Anlagenpaares würden dagegen immer zwei Zellen unter sich gleich sein, gleichgültig ob die väterliche Anlage in der ersten oder in der zweiten Reifungsteilung von der entsprechenden mütterlichen Anlage getrennt worden wäre. — Eine Vererbung nach dem MENDELschen Gesetz läßt sich also auf unsrer Grundlage ebenso gut voraussetzen als unter der Annahme einer Reduktionsteilung.

Daß eine Gleichstellung der beiden Reifungsteilungen mit der dadurch erreichten Erweiterung der Spaltungsmöglichkeiten auch mit den experi-

---

[1]) Eine soeben erschienene Arbeit von TOWER (1910) scheint gegen eine zu eingehende Parallelisierung dieser Verhältnisse eine Warnung zu enthalten.

mentell gewonnenen Resultaten in Einklang steht, geht aus einer Äußerung von CORRENS (1907) klar hervor. — In betreff »der zweiten, durch Inzucht entstandenen Generation des Bastards zwischen *Melandrium album* und *M. rubrum*« finden wir (S. 47): »Diese einfache Scheidung der beiden Paare von Anlagenkomplexen, die bei der Befruchtung zusammengekommen waren, . . ., genügt jedoch den Tatsachen noch nicht.« Es kann hier »nicht bloß zweierlei Keimzellen geben, . . ., es müssen vielmehr viererlei gebildet werden.« — »Noch komplizierter«, heißt es weiter, »werden die Dinge dadurch, daß jedenfalls auch die Anlagenkomplexe für die weiblichen und männlichen Geschlechtscharaktere von *M. album* und *M. rubrum* aufgelöst und die einzelnen Anlagen neu kombiniert werden können.« — Und CORRENS fügt hier noch hinzu (S. 48): »Was für solche Bastarde gilt, gilt sicher auch für die reinen Arten, nur daß die Folgen sich nicht äußerlich zeigen, weil die Anlagen von Vater und Mutter her zu ähnlich sind.«

Auch TISCHLER (1908) hat die Rolle der ersten Reifungsteilung als einzigen Anlagenspalter in Zweifel gezogen, indem er gezeigt hat, daß (S. 129) »ganz die nämlichen Spaltungen . . . sich auch in vegetativen Zellen mit »typischen« Kernteilungen zeigen können. — »Es handelt sich«, fügt TISCHLER hinzu, »um Umlagerungen in den Erbsubstanzen, die für gewöhnlich nur bei den heterotypen, unter bestimmten, von uns nicht präzisierbaren Umständen, außerdem bei den typischen einhergehen.«

Ich glaube, nach dem obigen, sowohl mit den in vielen Objekten gemachten morphologischen Befunden, als mit den experimentell gewonnenen Erblichkeitsresultaten in Übereinstimmung zu sein, wenn ich die verschiedenen Vorgänge der Reifungsperiode in *Allium* in folgender Weise zusammenstelle:

Die Reifungsperiode der Pollenkörner in *Allium* wird in morphologischer Hinsicht erstens dadurch ausgezeichnet, daß in die Prophase der ersten Reifungsteilung eine Periode eingeschoben worden ist, in welcher unter Konsistenzveränderung der Chromatinsubstanz eine paarweise parallele Konjugation der Chromosomen, die zu einer völligen Verschmelzung derselben führt, stattfindet. — Zweitens ist auch zwischen beiden Reifungsteilungen die sonst immer auftretende »Ruheperiode« ausgefallen. — Durch den erstgenannten Prozeß ist die Chromosomenzahl auf die Hälfte, durch den letzteren die Chromosomengröße wieder auf die Norm reduziert worden.

Die beiden Reifungsteilungen sind, soweit optisch wahrgenommen werden kann, nur als Längsteilungen der durch die Konjugation ent-

standenen Mixochromosomen aufzufassen. Ihr Aussehen ist jedoch, als Folge der vor und zwischen beiden Mitosen eingetretenen Veränderungen, in bestimmt charakteristischer Weise verändert.

Auf Grundlage der experimentell gewonnenen Erblichkeitsresultate dürfen wir jedoch auch für die beiden Reifungsteilungen eine hohe Bedeutung voraussetzen, — eine Bedeutung, die jedoch nicht in der Eigenart der Teilungsvorgänge, sondern vielmehr in dem eigenartigen Bau der zu teilenden Chromosomen ihren Grund hat. — In diesen sind wahrscheinlich als Folge der Chromosomenkonjugation, eine Reihe homologer (väterlicher und mütterlicher) Anlagen zu Paaren vereinigt vorhanden: die Aufgabe der beiden Reifungsteilungen wird es dann, diese Anlagen oder Anlagenkomplexe in gesetzmäßiger Weise auf die vier aus ihnen resultierenden Keimzellen zu verteilen, — sie von einander spalten und vielleicht neu gruppieren, oder auch nur das Verschmelzungsprodukt je zweier homologer Anlagen auf die Tochter- und Enkelchromosomen gleichmäßig zu verteilen. — Von dem gegenseitigen Verhalten der Anlagen innerhalb der Mixochromosomen wird es abhängig sein, ob der eine oder andre dieser verschiedenen Wege verfolgt werden soll.

Kristiania, im August 1910.

Anhang.

«Le schéma hétérohoméotypique» auf *Nereis* angewendet. — Als mein Manuskript seiner Vollendung nahe war, ist mir durch die Güte des Verfassers die große, neue Arbeit Grégoires (1910) in die Hände gekommen.

Niemand würde wohl besser den Wert einer solchen Riesenarbeit zu schätzen verstehen als derjenige, der eben selbst darum bestrebt ist, in dem unendlichen Gewirr der Reifungsliteratur die Hauptlinien klar zu erkennen. — Ich fühle mich daher auch überzeugt, daß die in dieser Arbeit gegebene objektive und übersichtliche Darstellung der verschiedenen in der Literatur vertretenen Auffassungen der Chromatinreifung für Gegner sowohl als für Anhänger des »heterohomeotypischen« Schemas von außerordentlich großem Nutzen sein wird.

Als »Gegner« seiner Theorie sei es mir doch hier gestattet, Grégoires kritischen Bemerkungen meinen früheren Arbeiten gegenüber auf einigen Punkten entgegenzutreten.

Auf Grundlage meiner Publikationen über *Nereis* (1907, 1908b) glaubt Grégoire den Schluß ziehen zu können, daß (S. 306) «bien que

Bonnevie adopte, au fond, ce schéma (hétérohoméotypique), néanmoins elle interprète autrement que nous les figures d'anaphase I, où nous pensons voir la manifestation d'une division longitudinale des chromosomes-filles I, nous voulons dire les V simples, les V caudés, les V doubles.» — «Or», liest man weiter, «l'interprétation de Bonnevie repose principalement sur des hypothèses.»

In betreff der in *Nereis* stattfindenden Annäherung der zuerst kreuzförmig gespreizten Chromosomenteile heißt es (S. 307): «Mais en ce qui touche les chromosomes à l'insertion terminale de l'auteur, rien n'est moins démontré que le rabattement des ‚bras de la croix' admis par Bonnevie. Les chromosomes à insertion terminale pourraient tout aussi bien, ainsi que cela est clair dans foule d'autres objets, résulter simplement du raccourcissement des deux branches des chromosomes prophasiques, s'insérant ensuite réellement par une extrémité.»

Endlich finden wir auch über die von mir behauptete Verschiebung des Insertionspunktes in *Nereis*, daß (S. 307) «l'explication des V caudés et des V doubles par un glissement du point d'insertion dans les V simples est aussi purement hypothétique.»

Bevor ich auf die Einzelheiten meiner Beweisführung eingehe, möchte ich hier einige allgemeine Bemerkungen vorausschicken. — Zu Grégoires Aussage, daß ich im Grunde seine Theorie annehme, möchte ich zuerst nur daran erinnern, daß ich schon in meiner ersten Arbeit über die Reifungsfrage (1905) die Reduktion der Chromosomenzahl als durch die Konjugation vollbracht und beide Reifungsteilungen als heterotypisch veränderte Äquationsteilungen betrachtet habe, — und daß ich in meiner letzten Arbeit über dieselbe Frage (1908b) auf Grundlage meiner bis dahin gewonnenen Erfahrungen über die Reifungsteilungen in *Enteroxenos*, *Nereis*, *Thalassema*, *Cerebratulus*, *Ascaris megal.* und *Amphiuma* wieder folgendes (S. 271) aussprechen konnte: »Ich habe in meinen Objekten nicht nur für die Annahme einer Reduktionsteilung keinen einzigen Beweis finden können, meine Untersuchung hat auch ergeben, daß die früher in der heterotypischen Natur der ersten Reifungsteilung gesehenen Stützen einer solchen Annahme sämtlich hinfällig sind.« — Wie Grégoire aus solchen Äußerungen den Schluß ziehen kann, daß ich «au fond» sein «schéma hétérohoméotypique» annehme, verstehe ich nicht.

Schon in der eben erwähnten Arbeit habe ich jedoch auch ausgesprochen, daß »eine endgültige Entscheidung der Frage nach der Chromosomenreifung — nicht in den Reifungsteilungen, sondern auf einem früheren Stadium, in den Vorgängen der Chromosomenkonjugation zu suchen« sei. — Nachdem ich jetzt in *Allium* ein Objekt gefunden habe,

in dem auch diese früheren Stadien genügend klar zutage treten, muß ich hier wieder und noch bestimmter als zuvor, für eine «prophase euméiotique par zygoténie définitive» (GRÉGOIRE) Stellung nehmen.

Der Unterschied zwischen dieser Auffassung und derjenigen einer «Préréduction hétérohoméotypique avec pseudo-réduction parasyndétique» (GRÉGOIRE) tritt jedoch nicht in dem Verlauf der Reifungsmitosen hervor; wenn ich daher in diesen Mitosen meiner Objekte auch nichts nachgewiesen habe, was als wesentliche Abweichungen vom GRÉGOIREschen Schema aufgefaßt werden kann, so läßt dies sich jedoch weder für *Nereis* noch für *Amphiuma* als ein Beweis oder sogar nur als eine Stütze eines solchen Schemas verwerten.

Die verschiedene Weise, in der GRÉGOIRE und ich meine Befunde über die erste Reifungsteilung in *Nereis* beurteilen, muß, glaube ich, in einem Unterschied unsrer ganzen Betrachtungsweise dieser Mitose seinen tieferen Grund haben. Für GRÉGOIRE, der in der ersten Reifungsteilung keine wirkliche Mitose sieht, sondern nur (1910, S. 383) «un processus cinétique réducteur, . . . intercalé dans la dernière des cinèses ovo-, spermato- et sporogénétiques», wird es natürlich scheinen bei einer Beurteilung dieses Prozesses, dieselbe aus der Reihe der Mitosen herauszunehmen, um in den verschiedensten Objekten seinen Verlauf und seine einzelnen Bilder komparativ zu studieren. Eine solche komparative Untersuchung, die, außer von GRÉGOIRE, besonders auch von A. und K. E. SCHREINER vorgenommen worden ist, hat schon sehr wesentliche Resultate gegeben.

Bis für die GRÉGOIREsche Auffassung der endgültige Beweis geliefert worden ist, scheint es mir jedoch noch geboten, in jedem einzelnen Objekte die verschiedenen Stadien der Reifungsteilungen auch mit den somatischen Mitosen desselben Objekts zu vergleichen. — Wenn es sich dabei zeigen sollte, daß die somatische Mitose in allen Objekten nach genau dem gleichen Typus verläuft, dann würde es vielleicht berechtigt sein, die heterotypisch veränderten Bilder der Reifungsteilungen auch alle unter einen Hut zu bringen, so daß man z. B. für gleich aussehende Anaphasenbilder verschiedener Objekte ohne weiteres eine gleiche Bedeutung voraussetzen könnte.

Wir wissen aber, und es hat sich durch meine *Nereis*-untersuchungen aufs neue bestätigt, daß die somatische Mitose bei verschiedenen Objekten nicht immer nach dem gleichen Typus verläuft, sondern daß sie in betreff der Einzelheiten im Verhalten der Chromosomen für ein bestimmtes Objekt auch so bestimmt charakteristisch sein kann, daß ein geübtes Auge sie schon beim ersten Blick erkennen würde.

So glaube ich in den von mir untersuchten Objekten zwei wesentlich verschiedene Typen der somatischen Mitose vorgefunden zu haben, indem sich die Chromosomen von *Allium* und *Amphiuma* auf der einen Seite von denjenigen von *Nereis*, *Thalassema* und *Cerebratulus* auf der andern sowohl in der Pro- als in der Anaphase voneinander unterscheiden. — Die Chromosomen der erstgenannten Formen zeigen bei verfrühter Längsteilung eine Tendenz zu spiraliger Drehung, wobei die beiden Längshälften seilförmig umeinander gewunden werden; bei den genannten Würmern dagegen, sehen wir in der Prophase der Furchungsteilungen die median verbundenen Tochterchromosomen kreuzförmig auseinander spreizen. — In beiden Typen ist die Insertion eine mediane; die V-förmigen Tochterchromosomen verhalten sich aber in beiden Fällen verschieden. Bei *Allium* und *Amphiuma* behalten sie ihre V-Form bei, während sie bei *Nereis* usw. unter Annäherung ihrer Arme in stäbchenförmige, mehr oder weniger deutlich längsgespaltene Chromosomen umgebildet werden.

Wenn ich in meiner Auffassung dieser verschiedenen Typen der somatischen Mitose recht habe, — und wenn es sich dabei auch zeigt, daß in der ersten Reifungsteilung der betreffenden Formen entsprechende Eigentümlichkeiten der Pro- und Anaphase zum Vorschein treten, dann, glaube ich, ist ein sehr ernster Grund vorhanden, um in jedem einzelnen Fall die Chromosomenformen der ersten Reifungsteilung mit den entsprechenden Stadien der somatischen Mitose zu vergleichen. Erst dadurch läßt sich entscheiden, welche Eigentümlichkeiten der ersten Reifungsteilung für die betreffende Art, und welche für diese spezielle Mitose charakteristisch sind.

Eine solche Betrachtungsweise ist es, die für meine abweichende Auffassung der ersten Reifungsteilung in *Nereis* zu grunde liegen. Grégoire scheint aber der Meinung zu sein, daß meine Beweisführung auf wesentlichen Punkten unzureichend ist, und daß meine Auffassung daher auch «principalement sur des hypothèses» beruht. Wir werden daher im folgenden das von mir hervorgebrachte Beweismaterial etwas näher ins Auge fassen.

Der trennende Punkt zwischen Grégoires Auffassung und der meinigen wird in erster Reihe von den Anaphasenstrukturen der ersten Reifungsteilung in *Nereis* repräsentiert. — Ohne Kenntnis der somatischen Mitose dieser Art würde ich wahrscheinlich, wie Grégoire, die betreffenden Bilder auch mehr in Übereinstimmung mit der üblichen Anschauung beurteilt haben, indem ich für einige Chromosomen eine terminale Insertion, für andre eine subterminale oder mediane vorausgesetzt hätte, vielleicht würde ich dann auch in gewissen Fällen die

Längsspalte der Tochterchromosomen als eine verfrühte Teilung derselben angesehen haben. — Aus den Bildern der ersten Reifungsteilung allein läßt sich nämlich in *Nereis* ein Beweis meiner Auffassung nicht entnehmen. Dazu ist die Mannigfaltigkeit der Chromosomenformen und ihre Variation von der einen Zelle zur andern zu groß.

Wenn aber aus den nachfolgenden Mitosen derselben Art bewiesen werden kann, daß stäbchenförmige Tochterchromosomen, denjenigen der ersten Reifungsteilung völlig entsprechend, aus kreuzförmigen Chromosomen der Prophase in der von mir beschriebenen Weise nicht nur gebildet werden können, sondern sogar konstant gebildet werden, — dann bleibt, meiner Meinung nach, in betreff der nicht so übersichtlichen Verhältnisse der ersten Reifungsteilung nur die Frage übrig, was richtiger ist — ihre Chromosomenformen in Übereinstimmung mit denjenigen der somatischen Mitosen derselben Art, oder mit denjenigen derselben Mitose andrer Arten zu beurteilen. — Über diese Frage kann gestritten werden, und nur die Zukunft wird wohl eine endgültige Beantwortung derselben geben können. — Ich meine aber, wie schon oben auseinander gesetzt, auf dem zuerst erwähnten Weg am sichersten zum Ziel zu kommen; meine Beweisführung wird daher auch in den mit überzeugender Klarheit zum Vorschein tretenden Verhältnissen der ersten Furchungsteilungen seinen Schwerpunkt haben müssen.

Ich bitte diejenigen, die sich für diese Frage interessieren, die Abbildungen meiner Tafel XV (1908b), für deren Richtigkeit ich nach erneuter Prüfung meiner Präparate einstehen kann, zu überblicken, und ich glaube, man wird zugeben müssen, daß die von mir gegebene Deutung dieser Bilder nicht nur die am nächsten liegende, sondern auch wohl die einzig mögliche ist.

In der Prophase der ersten Furchungsteilungen von *Nereis* habe ich immer nur kreuzförmige Chromosomen vorgefunden, d. h. ich habe überall, wo klare Chromosomenbilder vorhanden waren, diese Form erkennen können (Fig. 37—40, 51 u. 52), während ich überhaupt keine Bilder gesehen habe, die auf eine andre Chromosomenform hindeuten könnten. In Fig. 52, aus der dritten Furchungsteilung, sind nicht weniger als 20 kreuzförmige Chromosomen aus einer Zelle abgebildet worden, was wohl, bei einer Chromosomenzahl von etwa 28, als Beweis dienen kann, daß die typische Prophasenform der Chromosomen dieser Mitosen die Kreuzform ist. — Diese Form wird so lange bewahrt, bis die Chromosomen an die Spindel befestigt worden sind, und zwar geht es aus vielen Bildern hervor (Fig. 40, 52), daß ihre Insertion in dem Mittelpunkt eines solchen Kreuzes geschieht.

In der Metaphase dieser selben Mitosen habe ich aber ebenso konstant nicht kreuz-, sondern nur V-förmige Chromosomen vorgefunden, und zwar habe ich in einer Reihe von Abbildungen (Fig. 41—45) solche Metaphasenchromosomen dargestellt. Die mediane Insertion dieser längsgespaltenen, V-förmigen Chromosomen wird jedem auffallend sein; nur ein einziges Chromosom, das an der rechten Seite von Fig. 45 in seitlicher Ansicht abgebildet worden ist, könnte den Eindruck terminaler Insertion geben; die Ähnlichkeit desselben mit einem in Fig. 44 links abgebildeten, das jedoch deutlich V-förmig ist, muß aber auch hier die Annahme einer entsprechenden Insertion nahe legen, indem in Fig. 45 die eine Hälfte des in Wirklichkeit V-förmigen Chromosoms von der andern überdeckt sein könnte. — Unser Beweis wird aber nicht darauf beruhen, daß eine mediane Insertion sämtlicher Chromosomen nachgewiesen werden kann; es genügt hier nur zu konstatieren, daß in der Metaphase der Furchungsteilungen von *Nereis* die große Mehrzahl der Chromosomen V-förmig sind, und daß die Insertion dieser Chromosomen eine mediane ist.

Der Übergang von den kreuzförmigen Chromosomen der Prophase zu den V-förmigen der Metaphase läßt sich in keiner andern Weise vorstellen als durch eine Annäherung je zweier der früher gespreizten Arme jeden Kreuzes. Ein solcher Vorgang, durch welchen ein weit offener Winkel in eine schmale Längsspalte umgebildet wird, findet in völlig gleicher Weise auch in der ersten Reifungsteilung (beim Übergang von den Chromosomenformen der Fig. 2 zu denjenigen der Fig. 4) statt. Er stimmt auf diesem Stadium mit dem GRÉGOIREschen Schema wohl überein, und die Richtigkeit meiner Auffassung ist hier auch nicht in Zweifel gezogen worden.

Nicht so, wenn sich auf einem späteren Stadium der Furchungsteilungen derselbe Vorgang wiederholt. Dann heißt es (GRÉGOIRE, S. 307), daß ein solcher Vorgang »wohl von mir behauptet, nicht aber demonstriert« worden sei. — Was ich beschrieben und abgebildet habe, ist folgendes: Es scheint in *Nereis* zwischen den Metaphasenbildern mit V-förmigen, median inserierten Chromosomen und den Anaphasenbildern derselben Mitose ein Gegensatz zu bestehen. Auf diesem Stadium finden wir nämlich konstant ein meiner Fig. 48[1]) entsprechendes Bild

[1]) Wenn ich von diesem Stadium nur eine Abbildung gegeben habe, dann ist der Grund eben in der durchgehenden Einförmigkeit der Anaphasenbilder zu suchen; ein Bild genügt vollständig, um dieses Stadium zu charakterisieren.

mit stäbchenförmigen, terminal (oder subterminal) inserierten Tochterchromosomen vor.

Eine solche plötzlich eintretende totale Veränderung des Insertionspunktes würde aber gegen alle Erfahrungen streiten. Die stäbchenförmigen Chromosomen der Anaphase müssen sich in irgendeiner Weise aus den V-förmigen der Metaphase kontinuierlich entwickelt haben.

In Fig. 46 und 47 habe ich auch wirklich zwei Bilder aus der frühen Anaphase dargestellt, die zwischen beiden Stadien einen Übergang bilden. Sie zeigen, daß die median inserierten V-förmigen Mutterchromosomen in je zwei V-förmige Tochterchromosomen geteilt werden, deren im Äquator gelegene Enden noch weit auseinander spreizen, während ihre mittleren, dem medianen Insertionspunkt nahe gelegenen Teile einander zum Teil dicht angeschmiegt sind (Fig. 46 links).

Von diesen Bildern, die ohne jede Schwierigkeit auf diejenigen der Metaphase zurückzuführen sind, an das Bild der späteren Anaphase führt, so viel ich sehen kann, nur ein einziger Weg, derjenige nämlich einer fortgesetzten Annäherung der beiden Arme jedes V-förmigen Tochterchromosoms, — ein Vorgang also, dessen Anfang wir schon in der frühen Anaphase wahrgenommen haben, und der mit dem schon oben besprochenen Übergang von kreuz- zu V-förmigen Mutterchromosomen in bestem Einklang steht. — Bis für meine in Fig. 41—49 dargestellten Bilder aus der ersten Furchungsteilung von *Nereis* eine bessere, oder sogar nur eine andre Erklärung gegeben worden ist, glaube ich in diesen Bildern für die Entstehung stäbchenförmiger, mehr oder weniger deutlich längsgespaltener Tochterchromosomen durch Annäherung der Arme V-förmiger Mutterchromosomen eine tatsächliche »Demonstration« gegeben zu haben.

Es kann daher auch nicht als eine bloße »Behauptung« betrachtet werden, wenn ich die anscheinend terminale Insertion der Anaphase als mit der medianen der Metaphase identisch beschrieben, und die »falsche« Längsspalte dieser stäbchenförmigen Chromosomen auf den offenen Winkel der V-förmigen zurückgeführt habe.

In *Thalassema* sieht man denselben Vorgang, wenn möglich noch deutlicher sich abspielen, indem bei dieser Art der ganze Übergang von kreuzförmigen in V-förmige, von V-förmigen wieder in stäbchenförmige Chromosomen schon vor der Trennung der Tochterchromosomen vor sich geht (1908b. Fig. 108—115). — Das Anaphasenbild (Fig. 116) zeigt hier, wie auch in *Cerebratulus* (Fig. 124) dieselbe Einförmigkeit, die wir in *Nereis* gefunden haben, — mit stäbchenförmigen Tochterchromosomen,

die terminal oder subterminal inseriert sind, und in denen meistens auch nicht die geringste Spur einer Längsspalte nachzuweisen ist[1]).

Und doch muß auch hier, als eine notwendige Konsequenz der auf früheren Stadien derselben Mitose gefundenen Bilder, der Schluß gezogen werden, daß diese anscheinend einheitlichen Stäbchen jedoch in Wirklichkeit aus zwei Längshälften zusammengesetzt sind[2]). — Die Richtigkeit einer solchen Annahme wird durch das Verhalten dieser Chromosomen auf späteren Stadien (vor der Karyomerenbildung), bewiesen. Es tritt dann nämlich ihre ursprüngliche V-Form wieder zutage, wie es sowohl in Seitenansicht (Fig. 49 u. 50, 54—56, 127) als auch aus Querschnittsbildern (Fig. 62 u. 63, 125) deutlich hervorgeht.

Ohne die Echtheit meiner Abbildungen in Abrede zu stellen, wird man die obige Darstellung nicht als »auf bloßen Hypothesen« beruhend charakterisieren können.

Dasselbe gilt aber auch für die Möglichkeit einer Verschiebung des Insertionspunktes der Chromosomen. Auch hier meint GRÉGOIRE die Konsequenzen meiner Befunde dadurch beseitigen zu können, daß meine Auffassung als «purement hypothétique» charakterisiert wird. — Er hat jedoch nicht den Versuch gemacht, den Übergang von Metaphasenbildern mit ausschließlich medianer (oder terminaler?) Insertion der Chromosomen, die in meinen Abbildungen (Fig. 38—45, 52, 67 u. 68, 73—75, 81—85, 109—115) dargestellt sind, zu Anaphasenbildern, in denen einige oder sogar alle Tochterchromosomen subterminal befestigt scheinen (Fig. 46, 48, 49, 87, 89, 116, 124) in andrer Weise zu erklären. — Auch hier führt, glaube ich, nur ein einziger Weg hinüber, derjenige nämlich einer Verschiebung des Insertionspunktes.

Ich habe im obigen, zum zweitenmal, den Beweis geliefert, daß in den Furchungsteilungen von *Nereis*, *Thalassema* und *Cerebratulus* stäbchenförmige, anscheinend terminal oder subterminal inserierte Tochterchromosomen auf kreuz- oder V-förmige, median inserierte Mutterchromosomen zurückzuführen sind.

---

[1]) Ich habe in der eben besprochenen Arbeit die von mir bestätigten Befunde von GRIFFIN über die erste Reifungsteilung in *Thalassema* denjenigen von MC CLUNG und SUTTON bei Insekten beschriebenen Verhältnissen zur Seite gestellt. GRÉGOIRE scheint aber (S. 297, Anm.) diesen Vergleich auf die «Interpretationen» der genannten Forscher zu beziehen.

[2]) Es würde hier verfrüht sein, eine eventuelle Bedeutung dieser Annäherung der Chromosomenarme zu diskutieren. Das völlige Fehlen einer solchen Annäherung in andern bekannten Objekten genügt, um eine generelle Bedeutung derselben auszuschließen.

In der ersten Reifungsteilung dieser Arten werden auch in großer Anzahl völlig entsprechende kreuzförmige Chromosomen in der Prophase, V-förmige in der Metaphase und in der Anaphase stäbchenförmige Tochterchromosomen mit oder ohne Längsspalte vorgefunden. Auch die Bilder, die vom einen zum andern dieser Stadien hinüberführen, zeigen trotz vielerlei Abweichungen, im großen ganzen eine durchgehende Übereinstimmung mit denjenigen der Furchungsteilungen (1907, S. 62). — Es würde mir daher sehr unnatürlich scheinen, die Bilder dieser einen Mitose in andrer Weise zu deuten als die völlig entsprechenden Bilder andrer Mitosen derselben Tierform.

Mit Kenntnis der Eigenart der somatischen Mitose dieser Würmer habe ich es daher richtig gefunden, die Bilder auch ihrer Reifungsteilungen gegen den Hintergrund dieser Eigenart zu beurteilen.

Meine Deutung der Anaphasenbilder der ersten Reifungsteilung in *Nereis* steht, wie schon oben erwähnt an und für sich in keinem Gegensatz zum heterohomeotypischen Schema. Es ist nämlich keineswegs meine Meinung, daß auch bei allen andern Objekten die «V simples», «V caudés» und «V doubles» (Grégoire) in derselben Weise zu deuten sind wie in *Nereis*. Im Gegenteil, meine Aussagen gelten vorläufig nur für die drei von mir untersuchten Würmer; sie mögen sich vielleicht auch für andre Formen, in denen die somatische Mitose demselben Typus folgt wie in *Nereis*, als geltend erweisen, während sie für Formen wie *Allium* und *Amphiuma* keine Bedeutung haben werden.

Um gegen Mißverständnisse gesichert zu sein, möchte ich nur noch hinzufügen, daß die von mir besprochenen verschiedenen Typen der Mitose selbstverständlich nur den äußeren Verlauf, nicht aber das innere Wesen der Mitose betreffen. In allem Wesentlichen stimmt z. B. die erste Reifungsteilung von *Nereis* mit derjenigen von *Allium* und *Amphiuma* vollständig überein; die Doppelstäbchen der Anaphase von *Nereis* sind den V-förmigen Tochterchromosomen der andern Arten zur Seite zu stellen; die in der späten Anaphase oder meistens erst in der Interkinese zum Vorschein tretende Längsspaltung der *Nereis*-Chromosomen ist dieselbe, die in *Amphiuma* und *Allium* auf einem früheren Stadium schon zutage tritt und so die Bildung der bekannten «V doubles» dieser Formen bedingt.

Der Gegensatz zwischen meiner Auffassung und dem heterohomeotypischen Schema von Grégoire hat, wie schon früher bemerkt, in unsrer Deutung nicht der Reifungsteilungen, sondern der Chromosomenkonjugation seinen wirklichen Grund.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

ALLEN, C. E. 1904. Chromosome Reduction in Lilium canadense. Bot. Gaz. Vol. XXXVII.

—— 1905a. Nuclear Division in the Pollen-mothercells of Lilium canadense. Ann. of Bot. Vol. XIX.

—— 1905b. Das Verhalten der Kernsubstanzen während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von Lilium canadense. Jahrb. wiss. Bot. Bd. XLII.

BERGHS, J. 1904a. La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. I. Depuis le spirème jusqu'aux chromosomes mûrs dans la microsporogénèse d'Allium fistulosum et de Lilium lancifolium (speciosum). La Cellule. T. XXI.

—— 1904b. II. Depuis la sporogonie jusqu'au spirème définitif dans la microsporogénèse de l'Allium fistulosum. La Cellule. T. XXI.

—— 1905a. La microsporogénèse de Convallaria maialis. La Cellule. T. XXII.

—— 1905b. La microsporogénèse de Drosera rotundifolia, Narthesium ossifragum et Helleborus foetidus. La Cellule. T. XXII.

BONNEVIE, K. 1905. Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von Enteroxenos östergreni. Anat. Anz. Bd. XXVI.

—— 1906. Untersuchungen über Keimzellen. I. Beobachtungen an den Keimzellen von Enteroxenos östergreni. Jena. Zeitschr. Bd. XLI.

—— 1907. «Heterotypical» Mitosis in Nereis limbata. Biol. Bull. Vol. XIII.

—— 1908a. Chromosomenstudien. I. Chromosomen von Ascaris, Allium und Amphiuma. Ein Beitrag zur Lehre der Chromosomenindividualität. Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

—— 1908b. Chromosomenstudien. II. Heterotypische Mitose als Reifungscharakter. Arch. f. Zellforsch. Bd. II.

BOVERI, TH. 1904. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

—— 1909. Die Blastomerenkerne von Ascaris megalocephala und die Theorie der Chromosomenindividualität. Arch. f. Zellforsch. Bd. III.

CORRENS, C. 1902. Über den Modus und den Zeitpunkt der Spaltung der Anlagen bei den Bastarden vom Erbsen-Typus. Bot. Zeitung. Jahrg. LX.

—— 1907. Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts nach neuen Versuchen mit höheren Planzen. Berlin.

DAVIS, B. M. 1909. Cytological Studies on Oenothera. I. Ann. of Bot. Vol. XXIII.

DIXON, H. 1895. On the chromosomes of Lilium longiflorum. Proc. Roy. Irish. Acad.

—— 1901. On the first mitosis of the sporemother-cells of Lilium. Notes Bot. Lab. Trinity Coll. Dublin.

FARMER, J. B. and MOORE. 1905. On the Maiotic Phase (Reduction Division) in animals and plants. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XLVIII.

GRÉGOIRE, V. 1899. Les cinèses polliniques dans les Liliacées. La Cellule. T. XVI.

—— 1904. La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. La Cellule. T. XXI.

—— 1907. La formation des gemini hétérotypiques dans les Végétaux. La Cellule. T. XXIV.

—— 1908. Les phénomènes de l'étape synaptique représentent-ils une caryocinèse avortée? La Cellule. T. XXV.

Grégoire. V. 1910. Les cinèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus méiotique. La Cellule. T. XXVI.

Häcker, V. 1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebn. Fortschr. Zool. Bd. I.

—— 1910. Ergebnisse und Ausblicke in der Keimzellenforschung. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungslehre. Bd. III.

Hertwig, R. 1908. Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

Herwerden, M. A. van. 1910. Über die Kernstruktur in den Speicheldrüsen der Chironomuslarve. Anat. Anz. Bd. XXXVI.

Janssens, F. A. 1905. L'évolution des auxocytes mâles du Batrachoceps attenuatus. La Cellule. T. XXI.

—— 1909. La théorie de la Chiasmatypie. Nouvelle interprétation des cinèses de maturation. La Cellule. T. XXV.

Janssens, F. A. et Willems, J. 1908. Spermatogénèse dans les Batraciens. IV. La spermatogénèse dans l'Alytes obstetricans. La Cellule. T. XXV.

Jörgensen, M. 1908. Untersuchungen über die Eibildung bei Nephelis. Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

—— 1910. Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen. Arch. f. Zellforsch. Bd. IV.

Lagerberg, T. 1906. Über die präsynaptische und synaptische Entwicklung dei Kerne in den Embryosackmutterzellen von Adoxa moschatellina. Bot. Stud. Kjellman.

Lewis. 1908. The Behaviour of the Chromosomes in Pinus and Thuya. Ann. of Bot. Vol. XXII.

Maréchal, J. 1907. Sur l'ovogénèse des Sélaciens et de quelques autres chordates. I. Morphologie de l'élément chromosomique dans l'ovocyte I chez les sélaciens, les téleostéens, les tuniciers et l'Amphioxus. La Cellule. Tom. XXIV.

Maréchal, J. et Saedeler, A. de. 1909. Le premier développement de l'ovocyte I chez les Rajides. La Cellule. T. XXVI.

Matscheck, H. 1910. Über Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Arch. f. Zellforsch. Bd. V.

Miyake, K. 1905. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII.

Mottier, D. M. 1897. Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXX.

—— 1903. The Behaviour of the chromosomes in the spore mother-cells of higher plants and the homology of the Pollen and Embryosac-mother-cells. Bot. Gaz. Vol. XXXV.

—— 1905. The development of the heterotypic chromosomes in pollen mother-cells. Bot. Gaz. Vol. XL.

—— 1907. The Development of the heterotypic Chromosomes in Pollen Mother-cells. Ann. Bot. Vol. XXI.

—— 1909. On the Prophases of the heterotypic Mitosis in the Embryo-sac Mother-cells of Lilium. Ann. Bot. Vol. XXIII.

Overton, J. B. 1905. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII.

Overton, J. B. 1909. On the Organization of the Nuclei in the Pollen Mother-cells of certain Plants, with especial Reference to the Permanence of the Chromosomes. Ann. of Bat. Vol. XXIII.

Popoff, M. 1907a. Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXX.

—— 1907b. Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenkunde. Suppl. I.

—— 1908. Experimentelle Zellstudien. I. Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

—— 1910. Experimentelle Zellstudien. III. Über einige Ursachen der physiologischen Depression der Zelle. Arch. f. Zellforsch. Bd. IV.

Rabl, C. 1885. Über Zellteilung. Morph. Jahrb. Bd. X.

Rosenberg, O. 1905. Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen. Botan. Notizen.

—— 1906. Erblichkeitsgesetze und Chromosomen. Kjellmans botan. Stud.

—— 1908. Cytological Studies on the Apogamy in Hieracium. Bot. tidsskr. Bd. XXVIII.

Schaffner, J. H. 1897. The Division of the Macrospore Nucleus in Lilium. Bot. Gaz. Vol. XXIII.

—— 1901. A Contribution to the Life History and Cytology of Erythronium. Bot. Gaz. Vol. XXXI.

—— 1906. Chromosome Reduction in the Microsporocytes of Lilium tigrinum. Bot. Gaz. Vol. XLI.

—— 1909. The reduction division in the microsporocytes of Agave virginica. Bot. Gaz. Vol. XLVII.

Schreiner, A. 1906. Om chromatinmodinesgen i sexualcellerne. Hyt. Mag. f. Nat. vid. Bd. XLIV.

Schreiner, A. und K. E. 1904. Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Anat. Anz. Bd. XXIV.

—— 1905. Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa. Arch. de Biol. T. XXI.

—— 1906 a. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Tomopteris onisciformis. Arch. de Biol. Bd. XXII.

—— 1906 b. Neue Studien. II. Die Reifung der männl. Geschlechtszellen von Salamandra maculosa, Spinax niger und Myxine glutinosa. Arch. de Biol. Bd. XXII.

Strasburger, E. 1904. Über Reduktionsteilung. Sitz.-Ber. Kgl. Preuß. Akad. Wiss. Bd. XVIII.

—— 1905. Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII.

—— 1905. Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. Jena.

Sutton, W. S. 1903. The chromosomes in heredity. Biol. Bull. Vol. IV.

Tischler, G. 1905. Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribes-Hybriden. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII.

—— 1908. Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

Tower, Wm. L. 1910. The Determination of Dominance and the Modification of Behaviour in Alternative (Mendelian) Inheritance, by Conditions Surrounding or Incident upon the Germ-Cells at Fertilization. Biol. Bull. Vol. XVIII.

Vejdovsky, F. 1907. Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Kgl. Böhm. Ges. Wiss. Prag.

Wassilieff, A. 1907. Die Spermatogenese von Blatta germanica. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXX.

Winiwarter, H. von. 1901. Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). Arch. de Biol. T. XVII.

Winiwarter, H. von et Sainmont, G. 1909. Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (chat). Arch. de Biol. T. XXIV.

Woltereck, R. 1898. Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIV.

Yamanouchi, S. 1908. Sporogenesis in Nephrodium. Bot. Gaz. Vol. XLV.

—— 1909. Mitosis in Fucus. Bot. Gaz. Vol. XLVII.

Tafelerklärung.

Sämtliche Abbildungen sind mit Zeiss Apochr. Immers. 1,5 mm Brw. und Oc. 8 auf Tischhöhe ausgeführt worden. Fixierung: Flemmingsche Flüssigkeit. Färbung: Eisenhämatoxylin oder Safranin.

Tafel X.

Pollensackzellen von *Allium cepa*.

Fig. 1. »Ruhender« Kern. Die Fädchen des Chromatinnetzes sind in radiärer Anordnung mit dem Chromatinknoten verbunden.

Fig. 2—4. Nacheinanderfolgende Stadien aus der frühen Prophase. Die aus dem Kernnetz stammenden zickzackgebogenen Fädchen werden allmählich dicker und kürzer. Die Verbindung mit dem Chromatinknoten wird immer noch bewahrt.

Fig. 5 u. 6. Auflösung des Chromatinknotens. An Stelle des letzteren sieht man in Fig. 6 die Spitzen einer Anzahl V-förmig gebogener Chromosomen hervorgehen.

Fig. 7. Aus der Prophase. Auf den Querschnitten der Chromosomen ist eine innere Struktur derselben sichtbar.

Fig. 8 u. 9. Längsspaltung der Chromosomen.

Fig. 10 u. 11. Seilförmig gewundene Chromosomen, die im Begriff sind, sich an die Spindel zu befestigen.

Fig. 12. Trennung der Tochterchromosomen.

Fig. 13. Anaphase.

Fig. 14. Telophase. Ein Chromatinknoten wird durch Vereinigung der Spitzen V-förmiger Tochterchromosomen gebildet.

Tafel XI—XII.

Pollenmutterzellen.

Fig. 15—17. Telophase. Verjüngung der von dem Chromatinknoten ausstrahlenden Fädchen. Durch Anastomosenbildung zwischen den verjüngten Chromosomen entsteht das Kernnetz.

Fig. 18. Ruhender Kern mit Chromatinknoten.

Fig. 19. Einleitung zur Prophase der ersten Reifungsteilung.

Fig. 20 u. 21. Präsynapsis. Ein paarweiser Parallelismus der Chromatinfädchen wird immer mehr hervortretend.

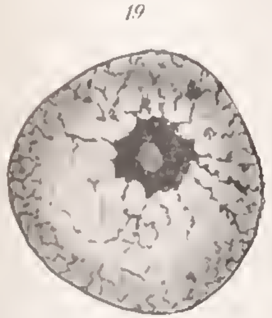

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14

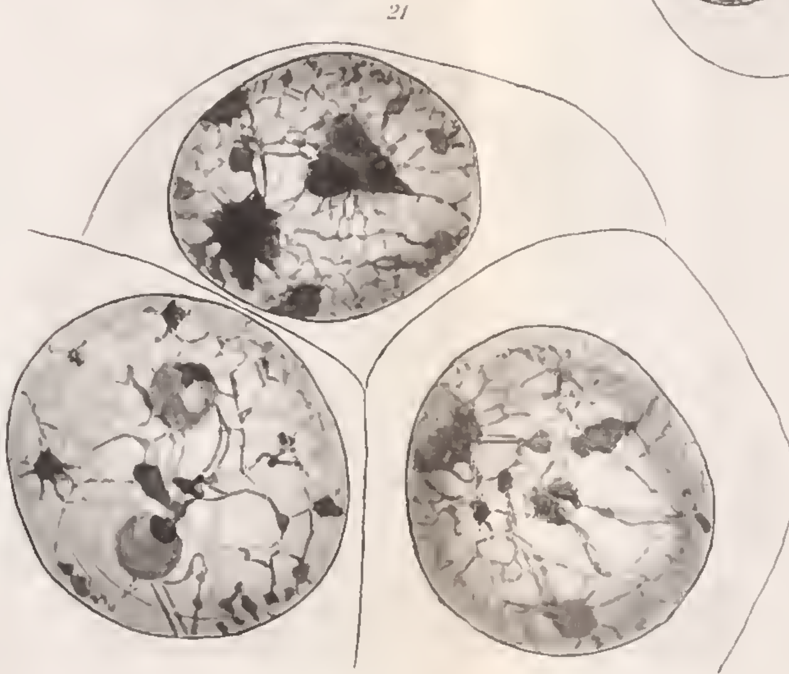

15

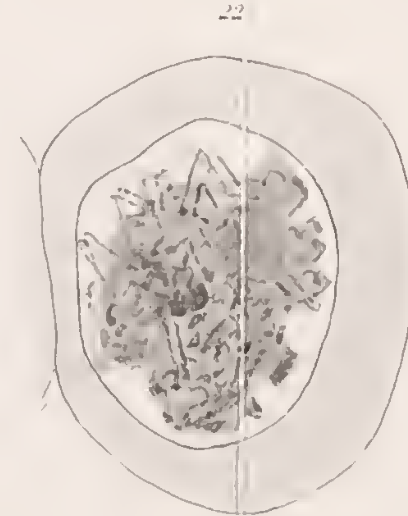

16


17

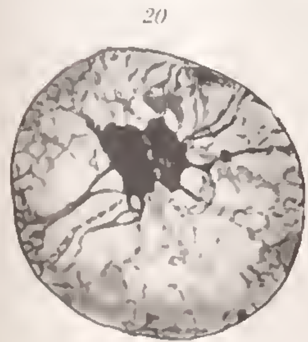

18


19

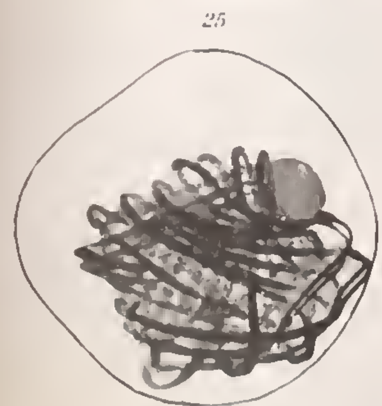

21


22

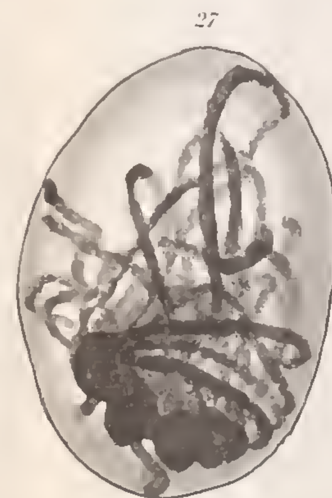

23


20


24


25

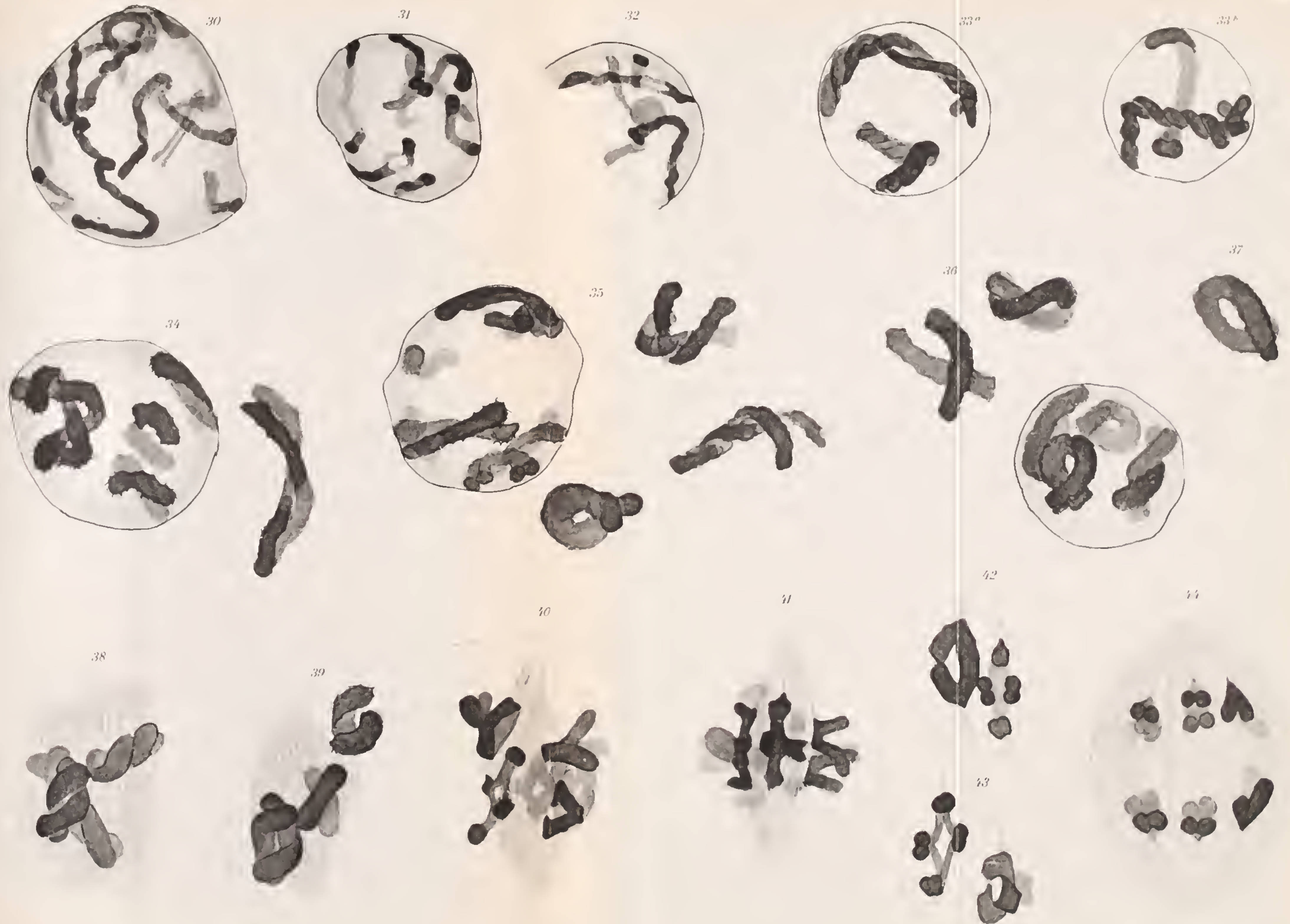

26


27


28


29

Werner & Winter, Frankfurt a/M.


30
31
32
33a
33b
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44



Werner u. Winter Frankfurt a/M.

Fig. 22. Synapsis.

Fig. 23 u. 24. Oberflächenschnitte eines Chromatinknäuels wenig älter als in der vorhergehenden Abbildung.

Fig. 25—28. Postsynapiss. Verschmelzung der parallel konjugierten Fädchen.

Fig. 29. Übergang von Postsynapsis an die Prophase der ersten Reifungsteilung. Deutlich getrennte Mixochromosomen treten in reduzierter Anzahl zum Vorschein.

Fig. 30—32. Längsspaltung der Mixochromosomen.

Fig. 33—37. Nacheinander folgende Stadien der späteren Prophase der ersten Reifungsteilung mit seilförmig gewundenen Mixochromosomen.

Fig. 38 u. 39. Befestigung der Chromosomen an die Spindel.

Fig. 40—43. Metaphase der ersten Reifungsteilung.

Fig. 44. Anaphase der ersten Reifungsteilung. Längsspaltung der V-förmigen Tochterchromosomen.

Tafel XIII.

Interkinese und zweite Reifungsteilung.

Fig. 45. Tochterplatte der ersten Reifungsteilung in polarer Ansicht.

Fig. 46—48. Entwicklung des Interkinesekerns. Die vierarmigen Chromosomen lassen sich deutlich unterscheiden.

Fig. 49—52. Verjüngung der Chromosomen.

Fig. 53—55. Nacheinanderfolgende Stadien aus der Prophase der zweiten Reifungsteilung.

Fig. 56 u. 57. Metaphase der zweiten Reifungsteilung. Äquatorialplatten in polarer Ansicht.

Fig. 58. Metaphase der zweiten Reifungsteilung. Seitliche Ansicht.

Fig. 59 u. 60. Anaphase derselben Teilung.

Fig. 61. Querschnitt einer Tochterplatte, die innere Struktur der Chromosomen zeigend.

Fig. 62. Telophase der zweiten Reifungsteilung. Verjüngung der Chromosomen.

Fig. 63. Pollenkörner mit ruhenden Kernen.

La spermiogénèse chez l'Ascaris megalocephala.

Par

Marc Romieu.

(Laboratoire de Protistologie et de Cytologie de l'Université de Montpellier.)

Avec Planches XIV—XVII.

Introduction.

Il n'y a certainement pas de spermatogénèse qui ait été plus étudiée que celle d'*Ascaris megalocephala*. Il n'y en a pas de plus importante. Or, il est curieux de constater que si la première partie en est bien connue, depuis les études magistrales de E. van Beneden et Ch. Julin, de O. Hertwig et de A. Brauer, rien n'est plus obscur que la fin de cette évolution, ce qu'on est convenu d'appeler la s p e r m i o g é n è s e. En effet, il n'est peut-être pas d'autre question dans toute la biologie sur laquelle des opinions aussi divergentes aient été émises; même les auteurs les plus récents sont loin d'être d'accord.

Cette spermiogénèse est cependant une de celles qu'il serait le plus utile de bien connaître, car il s'agit de la formation d'un spermatozoïde très particulier qui semble s'éloigner de la forme ordinaire. Ce n'est que lorsqu'on connaîtra parfaitement sa genèse qu'on pourra discuter ses affinités réelles.

C'est von Siebold qui signala le premier la forme bizarre des zoospermes des Nématodes. Chez *Ascaris megalocephala*, le spermatozoïde est de forme sphéroconique et totalement dépourvu de filament axile. Il est constitué par une partie globuleuse à laquelle Carnoy a donné le nom de «couronne» et une partie conique que van Beneden a nommée «papille». Nous conserverons ces deux dénominations pour éviter l'emploi des mots partie antérieure et partie postérieure, employés par la plupart des auteurs. Les mots de c o u r o n n e et de p a p i l l e ont l'avantage de ne rien préjuger. Dans la p a p i l l e se trouve un corps conique

brillant et volumineux qui a été nommé corps réfringent par van Beneden. A la base de ce cône, dans le protoplasme qui constitue la couronne, on voit un petit noyau sphérique — on ne constate la présence d'aucun flagelle.

Ce spermatozoïde constitue le type le plus inférieur de la classification de Waldeyer qui le range dans sa catégorie des sphaerospermia simplicia, par opposition aux Nematospermia ou spermatozoïdes flagellés typiques. Cette forme simple, cellulaire, la «Zellenform» de Waldeyer, se retrouve dans d'autres groupes, chez les Décapodes, les Myriapodes Chilopodes, les Aranéides, les Turbellariés. Or, les recherches de ces dernières années ont permis de ramener la plupart de ces spermatozoïdes atypiques au type flagellé par l'étude de leur genèse.

Dans le groupe des Myriapodes, Tönniges a réussi à montrer chez *Lithobius forficatus* la présence d'une tête provenant du noyau de la spermatide chez des spermatozoïdes que Gilson avait décrits comme dépourvus de tête.

Les recherches de J. Wagner sur les Aranéides ont prouvé que les spermatozoïdes mûrs qui sont en forme de disque doivent leur forme anormale à un processus d'enroulement spécial de spermies flagellées typiques. De même les études de Bösenberg sur les Phalangides ont permis de ramener ces spermatozoïdes de forme biconvexe au type ordinaire.

Pour ce qui est des Décapodes et des Nématodes il semble plus difficile de les ramener au type flagellé. — Cependant il existe un Nématode, *Oxyuris ambigua*, possédant un spermatozoïde qui au premier abord paraît de forme normale. Les recherches de Löwenthal ont montré que le filament que présente ce spermatozoïde n'est pas du tout l'homologue du flagelle des spermatozoïdes typiques. Cet appendice caudal se forme en effet du fusionnement des sphérules réfringentes, de la spermatide. Ce n'est donc que par suite d'un phénomène de convergence que ce spermatozoïde ressemble au type flagellé. Les spermatozoïdes des Crustacés Décapodes présentent avec ceux des Nématodes des affinités réelles comme nous le verrons ultérieurement; leurs différentes parties sont homologues et on peut les ranger dans un même groupe.

Il me paraît encore à l'heure actuelle prématuré de vouloir affirmer la parenté de ces spermatozoïdes globuleux avec les types flagellés ordinaires. Pour H. Marcus, les 2 groupes de spermatozoïdes sphéroïdaux et flagellés constituent des groupes de valeur égale, dont le second est seulement plus répandu.

Quoiqu'il en soit, on voit l'intérêt que doit présenter l'étude minutieuse de la genèse de ces curieux spermatozoïdes pour y trouver la clef de leurs affinités réelles.

C'est H. Munk qui s'occupa le premier en 1858 de la spermatogénèse chez les Nématodes et décrivit la formation du spermatozoïde. Mais il avait à sa disposition des instruments et une technique encore trop peu perfectionnés.

En 1883 van Beneden dans son important mémoire sur la fécondation chez *Ascaris megalocephala* étudie la structure du spermatozoïde et les stades de sa genèse. La même année paraît le mémoire de A. Schneider.

L'année suivante, van Beneden en collaboration avec Charles Julin publie la première étude vraiment importante sur la spermatogénèse, peu après la publication des mémoires de M. Nussbaum et P. Hallez sur le même sujet.

En 1890 dans son travail capital O Hertwig établit la distinction entre le type monovalens et le type bivalens et montre le parallélisme entre la spermatogénèse et l'ovogénèse; mais il néglige complètement la question de la formation du spermatozoïde, renvoyant pour cette étude aux mémoires de van Beneden. En 1893 Aug. Brauer publie ses excellentes recherches qui complètent la connaissance approfondie de la spermatogénèse de l'*Ascaris*, mais néglige également la question de la spermiogénèse. En 1905, D. Tretjakoff dans son travail sur la spermatogénèse, étudie la formation du spermatozoïde, adoptant une théorie très voisine de celle de van Beneden. La même année paraît le mémoire de Léonard Scheben, où il s'occupe exclusivement de la spermiogénèse et développe des ideés très différentes de celles de van Beneden et de Tretjakoff. Sans avoir eu connaissance des travaux de Munk il arrive à des résultats analogues. En 1906 H. Marcus publie une bonne étude de la spermatogénèse et de l'ovogénèse chez *Ascaris canis* qui contient d'importantes déductions théoriques. Enfin en 1908, Alfred Mayer dans un excellent travail expose la genèse du spermatozoïde chez *Ascaris megalocephala* et arrive à des conclusions très différentes, non seulement de celles de Scheben, mais encore de celles de van Beneden, Tretjakoff et des autres auteurs.

En parcourant la littérature de la spermiogénèse chez *Ascaris megalocephala* on est frappé de ce fait, que tous les auteurs ont adopté des théories différentes et qu'on n'en trouve pas deux dont les vues s'accordent pleinement, même sur des points essentiels.

Il est curieux de constater que, à l'heure actuelle, non seulement on n'est pas d'accord sur la formation des diverses parties du spermato-

zoïde, mais encore qu'on ne s'entend même pas sur le lieu où s'effectue la spermiogénèse.

Les divergences d'opinion que l'on constate proviennent de l'extrême difficulté que présente l'étude se cette question. Même après de laborieuses et patientes recherches, on est souvent réduit à des hypothèses et bien des stades de la formation du spermatozoïde échappent aux investigations. C'est ce qui explique que la plupart des auteurs soient en contradiction.

En entreprenant ces recherches j'ai eu pour but, non de donner une solution rigoureusement définitive des importants problèmes que présente cette spermiogénèse, ce serait trop de prétention de ma part, mais d'essayer de démêler la verité parmi tant d'opinions disparates et de jeter un peu de lumière sur une question à la fois si importante et si obscure.

C'est pourquoi, au cours de ce travail, j'ai cru devoir insister assez longuement sur la bibliographie des divers problèmes soulevés et donner seulement ensuite le fruit de mes observations et de mes recherches en le comparant toujours aux résultats obtenus par les auteurs qui m'ont précédé. Je ferai de la sorte une espèce de monographie qui, si elle ne donne pas des résultats certains et définitifs sur tous les points, sera, je l'espère, instructive et poussera à de nouvelles recherches.

Première partie.

Théories du développement intrautérin et du développement intratesticulaire. Le rôle des cellules à villosités.

Nous allons passer en revue les principales théories émises sur la question du lieu où s'effectue la transformation de la spermatide en spermatozoïde. Nous étudierons ensuite cette évolution et l'origine des divers éléments qui constituent le spermatozoïde.

H. Munk, étudiant en 1858 la spermatogénèse de l'*Ascaris*, a non seulement examiné le contenu testiculaire mais a poursuivi la destinée des spermatozoïdes dans l'utérus de la femelle où se produit pour lui leur véritable développement.

En 1883 van Beneden dans son mémoire intitulé Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation écrit en parlant des spermatozoïdes de l'*Ascaris*: «Ces éléments n'affectent pas la même forme dans l'organe générateur du mâle et dans l'appareil sexuel de la femelle. Ils continuent leur évolution après leur introduction dans les organes génitaux de la femelle».

Van Beneden avait en effet examiné le contenu du canal déférent chez un grand nombre de mâles et il n'avait jamais rencontré de formes

semblables à celles qu'il trouvait dans l'utérus de la femelle. Chez le mâle il voyait constamment des éléments en forme de petites sphères tronquées entourés d'une couche de granules réfringents. Aussi, un an plus tard il écrivait en collaboration avec C. Julin: «Les zoospermes que l'on trouve d'ordinaire dans la vésicule séminale du mâle se métamorphosent lorsqu'ils sont introduits dans l'utérus de la femelle en spermatozoïdes de forme sphéroidale. A cet effet ils perdent leurs grains réfringents et une calotte hémisphérique prend naissance. Ces zoospermes peuvent se transformer ultérieurement en spermatozoïdes pyriformes, campanuliformes et conoïdes». Dans son mémoire sur la fécondation il avait étudié avec soin les diverses formes de spermatozoïdes rencontrées par lui dans l'utérus: «Il est facile de voir, dit-il, en ouvrant sur porte-objet un fragment excisé de la portion terminale de l'utérus que les zoospermes sont loin d'affecter tous la même forme, les mêmes dimensions et la même constitution . . . Les zoospermes introduits dans les organes génitaux de la femelle y subissent une série de modifications successives et l'on peut observer côte à côte tous les stades de l'évolution qu'ils peuvent parcourir dans l'utérus, depuis le moment où ils y sont introduits jusqu'au moment où ils penètrent dans l'ovule qu'ils doivent féconder».

Dans la partie du tube génital femelle appelée r é c e p t a c l e s é m i n a l où les zoospermes sont accumulés en très grand nombre, il décrit quatre types principaux de spermatozoïdes, déclarant toutefois que toutes les transitions existent d'un type à l'autre.

Il distingue d'abord le t y p e s p h é r o ï d a l dont la forme générale est celle d'une sphère plus ou moins irrégulière formée d'une masse granuleuse coiffée sur un côté par une calotte hémisphérique homogène dont la masse granuleuse remplit la concavité. Le noyau est central ou plus souvent excentrique. Les granulations sont rangées très régulièrement suivant les rayons de la sphère à des distances égales. La calotte hémisphérique est formée d'une substance homogène présentant un double contour marqué. Il donne à l'hémisphère recouvert par la calotte le nom d'h é m i s p h è r e c a u d a l et à l'hémisphère granuleux le nom d'h é m i s p h è r e c é p h a l i q u e.

Il distingue ensuite le t y p e p y r i f o r m e qui est pour lui le résultat de l'évolution du type précédent. La forme générale est celle d'une poire. La région médiane de la calotte caudale s'est soulevée en une papille conique dont la base constitue ce qu'il appelle la c o u p e c a u d a l e. L'hémisphère céphalique est formé de gros granules disposés suivant des lignes à la fois radiées et concentriques.

Le type campanuliforme est formé par l'évasement progressif de la coupe, ce qui donne au spermatozoïde la forme d'une corne d'abondance. Alors a apparu à la périphérie de la couche claire et finement granuleuse qui entoure le noyau une plaque incurvée, la plaque limite qui se moule par sa concavité sur la couche périnucléaire qu'elle sépare de la papille caudale. Dans l'axe de la queue apparaît une ligne très foncée s'insérant par une de ses extrémités au milieu de la conxevité de la plaque limite. Cette ligne devient dans beaucoup de spermatozoïdes un véritable bâtonnet qui le plus souvent est sinueux et formé d'une substance très réfringente mais moins cependant que celle de la plaque limite.

Dans le type conoïde la queue s'est élargie et a perdu la forme d'une corne d'abondance et présente à peu près la même largeur que l'hémisphère céphalique. L'apparence générale est celle d'un cône sur la base duquel reposerait un hémisphère. Dans la queue a apparu un gros corps, formé d'une substance très réfringente qui s'étend dans toute la longueur de la queue et tantôt se confond avec la plaque limite et tantôt en est nettement distinct.

Van Beneden termine l'étude de ces quatre types en disant: «Le stade sphéroïdal est celui qui se rapproche le plus de la forme qu'affectent les zoospermes dans le canal éjaculateur du mâle. Cependant je n'ai jamais trouvé chez une femelle aucun spermatozoïde constitué exactement comme le sont les zoospermes retirés de la portion terminale de l'appareil sexuel mâle». Se basant sur la forme générale, il conclut que le type sphéroïdal est le plus voisin des éléments contenus dans le canal éjaculateur et par conséquent le plus jeune et que les types pyriformes, campanuliformes et conoïdes en dérivent par suite d'une évolution progressive.

Récemment, en 1905, D. Tretjakoff, dans son mémoire intitulé: Die Spermatogenese bei *Ascaris megalocephala*, a formulé une théorie analogue à celle de van Beneden et que nous pouvons réunir à celle-ci sous le nom de théorie du développement intra-utérin; car, elle aussi, admet que le développement du spermatozoïde a lieu en grande partie et se termine dans l'utérus de la femelle. Tretjakoff a vu, ce qui avait déjà été observé par de nombreux auteurs, que l'épithélium pariétal de l'utérus est composé de cellules plates et rhombiques contenant un ou deux noyaux d'où s'élève un long prolongement dont l'extrémité est plus ou moins élargie en massue. Pour lui, ce genre de cellules représente des éléments de nutrition pour les spermatozoïdes à peu près comme les cellules de Sertoli dans le testicule

des Mammifères. Il voit ces prolongements cellulaires garnis de spermatozoïdes pour la plupart du type pyriforme. Les spermatozoïdes sont accollés au prolongement cellulaire par la tête. TRETJAKOFF donne dans ses figures 64 à 75 les divers stades du développement des spermatozoïdes sur la cellule nutritive à partir du moment de leur fixation jusqu'au moment de leur libération.

Depuis longtemps les auteurs avaient découvert et décrit ces cellules à villosités de l'utérus, auxquelles TRETJAKOFF fait jouer un rôle analogue aux cellules de SERTOLI des Mammifères et qui peuvent atteindre dans certains cas jusqu'à 2 millimètres de longueur. MEISSNER, BISCHOFF, CLAPARÈDE, LEUCKART et plus récemment DOMASCHKO les ont décrites. LEUCKART les a le premier découvertes et étudiées chez *Ascaris lumbricoïdes.* Il vit que les prolongements que portent ces cellules présentaient des mouvements comparables aux mouvements amiboïdes des pseudopodes. Plus tard VAN BENEDEN (1883) décrivant l'appareil sexuel femelle de l'*Ascaris megalocephala* étudie l'epithélium du tiers inférieur de l'oviducte et de l'utérus. Dans ces cellules à villosités, il distingue trois parties: le plateau ou base, le bourgeon en forme de massue et la papille. C'est dans le bourgeon que se trouve constamment le noyau. Les bourgeons délimitent entre eux des cavités, les sillons, que sont plus larges dans la profondeur que dans le voisinage de la surface épithéliale. Il a vu ces sillons bourrés de spermatozoïdes: «ce n'est que dans le fond élargi de ces sillons que l'on trouve les spermatozoïdes; ils s'y montrent préssés les uns contre les autres et si nombreux qu'ils remplissent à peu près complètement les vides laissés entre les bourgeons papillifères . . . Les sillons sont généralement si étroits entre les parties renflées des bourgeons que les spermatozoïdes ne peuvent les traverser qu'en s'effilant.» Et il explique ainsi le rôle et la présence de ces sillons: «arrivés au fond des sillons, les zoospermes se trouvent dans de véritables retraites, à l'abri du courant descendant qui entraine les œufs vers l'extérieur».

Quant au bourgeon papillifère, il le voit formé de deux parties: une substance médullaire granuleuse, homogène ou réticulée comme le plasma du bourgeon, et une substance corticale colorable en rose par le carmin, dont la surface a un contour vague et indécis comme si elle était molle et visqueuse. Il a rencontré parfois des spermatozoïdes fixés sur ces papilles et il donne de ce fait une explication physiologique. Pour lui, «ces prolongements cellulaires remplissent la fonction de pêcher les spermatozoïdes au milieu des œufs et de leur faciliter l'accès des gouttières épithéliales dans lesquelles ils se mettent à l'abri

du courant qui entraine les œufs vers l'extérieur». Il pense aussi que ces papilles sont des productions éphémères et retractiles: «Peut-être ces papilles sont-elles momentanément projetées de la surface à la façon de pseudopodes et retirées après quelque temps quand les zoospermes sont venus se fixer à la surface. Mais il est impossible d'affirmer si réellement il en est ainsi». VOGT et YUNG ont émis dans leur traité une opinion analogue.

SCHEBEN (05) combat l'opinion de VAN BENEDEN et de VOGT et YUNG. Il pense comme TRETJAKOFF que les papilles jouent un rôle nutritif et fait un rapprochement entre ce fait et la fixation des éléments sexuels plus jeunes sur le rachis, qui a certainement un rôle nutritif. Pour démontrer sa manière de voir, il figure des spermatozoïdes fixés en grand nombre sur les cellules épithéliales de l'utérus, dans lesquelles on voit des granulations qui sont pour lui des matières nutritives et il conclut: »Ich möchte es ohne weiteres mit einem Cytophor vergleichen, wie er aus der Spermatogenese mancher Tiere bekannt ist.« SCHEBEN fait remarquer que les spermatozoïdes sont fixés à la cellule nutritive par leur extrémité pointue, ce qui est en contradiction avec les observations et les figures données par VAN BENEDEN et par TRETJAKOFF. Il observe ce fait, déjà plusieurs fois constaté, que les cellules épithéliales qu'il appelle »Nährzellen« possèdent souvent plusieurs noyaux qu'il pense être nés par amitose, ces cellules étant soumises à l'épuisement. Il termine en disant: »Haben sich die Spermatozoen genügend mit Nährsubstanz versorgt, so dürfen sie das Epithel verlassen und sie finden sich dann frei zwischen den Epithelzellen. Es will mir scheinen, als ob ihre pralle Beschaffenheit und intensive Färbung ihren guten Nährzustand andeutete.« SCHEBEN est donc d'avis que le spermatozoïde dans l'utérus va se nourrir sur la Nährzelle avant d'être apte à la fécondation. Ceci rapproche un peu son interprétation de celle de VAN BENEDEN; cependant elles diffèrent en ce que SCHEBEN n'a jamais trouvé sur les cellules nutritives que des spermatozoïdes de type conoïde, c'est-à-dire parfaitement mûrs et il n'est point d'avis que toute la fin du développement s'effectue dans l'utérus comme le pensent VAN BENEDEN et TRETJAKOFF.

La théorie de SCHEBEN forme donc pour ainsi dire une transition entre ce que j'ai appelé la théorie du développement intrautérin et que ce j'appellerai la théorie du développement intratesticulaire.

Les partisans de cette dernière théorie, à l'avis desquels je me range, pensent que l'*Ascaris* se conforme à la loi générale qui veut que le sperme éjaculé contienne toutours des spermatozoïdes mûrs pour la fécondation,

au lieu d'être une exception à cette loi. On n'a jamais eu jusqu'ici l'occasion d'observer l'accouplement chez *Ascaris megalocephala*, et par suite on n'a jamais pu étudier le sperme parfaitement mûr. Or, comme bien des auteurs l'ont fait remarquer, et en particulier VAN BENEDEN, on ne trouve jamais dans le canal éjaculateur du mâle de spermatozoïdes semblables à ceux qu'on trouve chez la femelle dans la région appelée zone de fécondation, intermédiaire entre l'oviducte et l'utérus, où les spermatozoïdes sont accumulés en si grand nombre qu'ils obstruent complètement la lumière du tube et que les œufs à leur passage sont véritablement noyés dans les zoospermes. Il est par suite facile de comprendre pourquoi VAN BENEDEN et TRETJAKOFF ont été amenés à conclure que les derniers stades de la spermiogénèse s'effectuaient dans l'utérus de la femelle, d'autant plus qu'ils voyaient dans l'utérus des cellules épithéliales couvertes de spermatozoïdes à divers stades qui leur ont semblé les étapes d'une évolution progressive, menant à la formation du spermatozoïde mûr. Or il n'en est rien. Ils assistaient au contraire aux étapes d'une évolution régressive. Mais cela demande à être démontré.

En 1908 ALFRED MAYER a le premier trouvé des spermatozoïdes mûrs ou sur le point de l'être dans la vésicule séminale du mâle. Cette constatation suffit pour ruiner la théorie du développement intrautérin.

Mes propres observations me permettent de corroborer l'importante constatation de A. MAYER. En effet, étudiant le contenu du canal éjaculateur et de la vésicule séminale j'y ai trouvé des spermatozoïdes presque complètement mûrs, quelquefois mélangés à des spermatides encore peu avancées en développement et cela dans la proportion d'un sur trente mâles. Ce qui montre que le fait est assez rare pour passer inaperçu même aux yeux des observateurs les plus minutieux et qu'on peut étudier de très nombreux mâles sans jamais rencontrer dans leur vésicule séminale autre chose que des spermatides. La rareté des spermatozoïdes mûrs chez le mâle pourrait amener à penser que chez l'*Ascaris* la maturation des spermatozoïdes serait un phénomène périodique et que les mâles auraient des périodes d'activité sexuelle. A. MAYER pense qu'on ne peut invoquer cette explication parceque les conditions d'existence de l'*Ascaris* du Cheval sont toujours les mêmes. Pour moi, je ne vois pas là une raison suffisante pour exclure l'existence de périodes d'activité sexuelle, phénomène qu'on retrouve chez tant d'autres parasites vivant dans des conditions analogues et tout aussi invariables. Aussi, je pense que le développement des spermatides en spermatozoïdes s'effectue non seulement à certaines périodes assez espacées, peut-être une seule fois par an, mais encore que

cette transformation est rapide et immédiatement suivie de l'accouplement. Ceci expliquerait la rareté des spermatozoïdes mûrs chez le mâle.

L'observation de A. Mayer sur *Ascaris megalocephala*, appuyée de la mienne sur le même objet, me semble suffire pour démontrer que le développement complet du spermatozoïde se produit chez le mâle. D'ailleurs un fait vient étayer cette interprétation, c'est que jamais aucun auteur n'a pu découvrir dans le vagin ou dans l'utérus de la femelle de spermatides semblables à celles de la vésicule séminale du mâle; van Beneden ne cesse d'insister sur ce point. De plus cet auteur a remarqué sans se l'expliquer que les types avancés, conoïdes et campanuliformes étaient plus abondants dans la partie inférieure de l'utérus dans le voisinage du vagin, tandis que les types pyriformes et sphéroïdaux, pour lui les plus jeunes, étaient au contraire plus abondants dans le voisinage de l'oviducte quand il lui paraissait qu'il aurait dû en être autrement. Tous ces faits sont facilement explicables par notre théorie: si l'on ne trouve jamais de spermatides chez la femelle, c'est que le sperme du mâle n'en contient plus au moment de l'accouplement et ne possède alors que des spermatozoïdes mûrs. Si les types conoïdes sont les plus fréquents au voisinage du vagin, c'est qu'ils représentent les éléments que le mâle y a déposés et ne sont pas le résultat d'une évolution pendant la progression du sperme du vagin vers l'oviducte, car dans ce cas leur distribution serait inverse.

Il nous reste à prouver que les types de van Beneden représentent non une évolution progressive d'un spermatozoïde jeune ou d'une spermatide vers le spermatozoïde mûr, mais représentent les stades d'une évolution régressive marquant la dégénérescence de zoospermes normaux.

D'abord l'existence des quatre types de van Beneden est-elle certaine et démontrée? Certains auteurs l'ont niée; d'autres l'ont constatée mais essayent d'expliquer ces types par des artefacts. Pour ce qui est de leur existence, je puis l'affirmer. Les quatre types de van Beneden existent et se rencontrent communément dans les préparations (figs. 5 à 14, pl. XIV). Je suis ici en contradiction avec Scheben qui affirme n'avoir trouvé dans l'utérus que des types conoïdes. Van Beneden, comme nous l'avons vu plus haut, admet une évolution intra-utérine qui débute par le type sphéroïdal, admis également par Tretjakoff; c'est pour lui le stade qui suit immédiatement la spermatide pourvue de son enveloppe de sphérules, de son «Granulationenpanzer». Or Scheben a découvert que le type sphéroïdal était un type artificiel produit

par la séparation du corps réfringent et de l'hémisphère protoplasmique que nous avons appelé couronne. La couronne ainsi devenue libre constituerait le type sphéroïdal. A. Mayer a constaté le même fait qu'il a fort bien représenté dans ses figures 30 et 31 (pl. XV). Il est d'ailleurs facile de vérifier l'exactitude de l'observation de Scheben et j'ai fréquemment constaté ces ruptures du zoosperme dans mes préparations (fig. 4, pl. XIV). J'admets donc que le type sphéroïdal est un artefact.

Quant aux types pyriforme et campanuliforme, Scheben les considère aussi comme des artefacts. Il dit en effet qu'il suffit de prendre du materiel frais, non fixé, pour obtenir en quelques minutes les formations que van Beneden désigne sous le nom de tigelle, bâtonnet axial etc. Ce seraient donc simplement des défauts de fixation qui ratatineraient la partie conique du spermatozoïde. Je dois dire que je ne puis admettre l'opinion de Scheben. Je ne crois pas que les types campanuliformes et pyriformes soient des artefacts par fixation défectueuse. En effet j'ai rencontré dans des coupes transversales de l'utérus des cellules munies d'un prolongement en forme de massue dans l'extrémité renflée duquel s'était rendu le noyau. Sur certaines de ces cellules dont le plasma est plus colorable que celui des cellules voisines, j'ai vu des amas considérables de spermatozoïdes disposés surtout sur la partie renflée, jusqu'à deux ou trois cents sur une seule cellule. Parmi ces spermatozoïdes s'en trouvaient de tous les types décrits par van Beneden, j'ai pu constater ainsi combien les figures qu'il en a données étaient exactes. Au milieu des spermatozoïdes normaux du type conoïde s'en trouvaient quelques uns de type campanuliforme, munis d'une plaque-limite très nette et très visible et d'un bâtonnet axial; avec eux il y en avait un nombre considérable du type pyriforme et quelques uns de type sphéroïdal (fig. 3, pl. XIV). Or il s'agit de préparations faites avec le plus grand soin et excellemment fixées par du liquide de Flemming fort; je ne puis pas par conséquent considérer la plaque-limite comme un artefact plutôt que le corps réfringent du type conoïde situé à côté. Je crois donc que ces formations correspondent à quelque chose de réel, quoique je sois loin d'accepter l'interprétation que van Beneden a voulu donner de ses types. Je ne puis donc accepter l'opinion de Scheben qui ne voit sur les cellules à villosités que des spermatozoïdes de type conoïde.

Mais si Scheben n'admet pas les quatre types de van Beneden, il admet cependant que les spermatozoïdes se nourrissent aux dépens des cellules qu'il a appelées « Nährzellen ». Sa manière de voir se

rapproche donc un peu de celle de TRETJAKOFF qui admet aussi une nutrition aux dépens de la cellule à villosité. Mais, comme le fait remarquer A. MAYER, SCHEBEN représente un grand nombre de spermatozoïdes fixés à la «Nährzelle»; cependant, malgré son affirmation, aucun n'est du type conoïde de VAN BENEDEN, puisque aucun ne possède de corps réfringent. Ils sembleraient plutôt être du type sphéroïdal. Si la fonction des cellules à villosités de l'utérus est vraiment nutritive, les spermatozoïdes dépourvus de corps réfringents que SCHEBEN représente fixés sur elles sont des stades de développement et par ce fait la théorie de SCHEBEN devrait être réfutée au profit de la théorie de VAN BENEDEN. Cependant, quoique cela soit en contradiction avec ses figures, SCHEBEN n'admet pas les types de VAN BENEDEN, il les considère comme des artefacts et non comme les stades de dégénérescence des spermatozoïdes normaux.

Cette dernière interprétation a été émise pour la première fois par A. MAYER en 1908. Il donne comme argument en faveur de sa manière de voir qu'on rencontre fréquemment chez les zoospermes fixés sur les prolongements cellulaires une zone claire dans le plasma qui a la grosseur, la position et la forme du corps réfringent. Elle est due pour lui à une résorption de ce corps qui se désagrège en un liquide clair et un dépôt colorable en noir qui a été aussi observé chez l'*Ascaris canis* par H. MARCUS. J'ai revu le liquide clair et les granulations dans la plupart des très nombreux types pyriformes que j'ai eu l'occasion d'observer. MAYER donne encore comme preuve de son interprétation que tous les spermatozoïdes n'arrivant pas à féconder des œufs sont forcément voués à la dégénérescence. Le type pyriforme est donc pour lui un spermatozoïde conoïde dont le corps réfringent a entièrement disparu par liquéfaction et qui est intimément uni aux cellules à villosités, ce qui peut amener les observateurs à l'hypothèse qu'on aurait là des spermatozoïdes en développement en train de se nourrir. D'autant plus qu'une coupe transversale de ces villosités ressemble extraordinairement à ce que B. CALKINS par exemple a décrit dans la spermatogénèse de *Lumbricus* et qui est un cytophore jouant certainement un rôle nutritif.

Pour expliquer la présence des spermatozoïdes en dégénérescence sur les villosités utérines, A. MAYER a émis l'hypothèse que ces cellules possèdent une certaine faculté d'assimilation. Il pense qu'elles pourraient bien jouer vis-à-vis des spermatozoïdes en dégénérescence le même rôle que les grosses cellules épithéliales du canal déférent étudiées par VAN BENEDEN et JULIN (1884) vis-à-vis des cytophores dont nous verrons plus loin la signification: «Les cytophores sont avalés par les amas pro-

toplasmiques de l'épithélium . . . Ils finissent par disparaître dans le protoplasme; ils sont très probablement digérés».

Cette théorie de la phagocytose des spermatozoïdes est fort séduisante et très facile à accepter, car on ne peut guère expliquer autrement la disparition des spermatozoïdes non privilégiés qui n'ont pas réussi à féconder les œufs. J'en avais d'ailleurs eu l'idée plusieurs mois avant d'avoir lu ce qu'écrit Mayer à ce sujet. Mes observations concordent de plus parfaitement avec son hypothèse. J'ai vu des spermatozoïdes dont le corps réfringent ainsi absorbé avait été entraîné jusqu'au milieu du bourgeon de la cellule à villosité dans le voisinage du noyau. J'avais observé ces faits et par conséquent découvert la phagocytose des spermatozoïdes dans le tiers inférieur de l'utérus longtemps avant d'avoir eu connaissance du mémoire où Mayer expose son hypothèse. C'est un fait certain et que j'ai pu maintes fois observer: la phagocytose des spermatozoïdes existe dans l'utérus. Ce sont les cellules épithéliales qui absorbent et digèrent les spermatozoïdes inutilisés.

Dans des coupes colorées par la méthode de Mann, par laquelle le corps réfringent se teint en rouge et le noyau en violet, ce qui rend la lecture des coupes très facile, j'ai vu très nettement le noyau englobé par la cellule-phagocyte se résoudre en une série de grains allongés, se dispersant dans tous les sens, évidemment sous l'influence d'une sorte de diastase, pendant que le corps réfringent se flétrissait et diminuait peu à peu de volume. J'ai retrouvé fréquemment ces aspects (fig. 2, pl. XIV).

Je dois dire cependant que dans tous les cas où j'ai assisté à des phénomènes de phagocytose indéniables, ceux-ci s'effectuaient aux dépens de spermatozoïdes de type conoïde pourvus d'un gros corps réfringent. Je n'ai pu l'observer jusqu'ici dans le cas des spermatozoïdes en dégénérescence des autres types.

Je serais tenté de croire, contrairement à A. Mayer, qu'il n'y aurait pas dans le phénomène de dégénérescence des spermatozoïdes d'influence digestive de la part de la cellule à villosités, qui leur servirait simplement de substratum. Je puis en donner comme preuve ce fait que j'ai rencontré très fréquemment dans la région moyenne et inférieure de l'utérus des spermatozoïdes non privilégiés en dégénérescence sur la coque d'œufs qu'ils n'avaient pas réussi à féconder. Or ces spermatozoïdes en dégénérescence passent par tous les mêmes stades qu'on voit sur les cellules à villosités (fait non encore signalé) sans qu'on puisse supposer de la part de la coque de l'œuf une influence digestive ou autre susceptible de produire la dégénérescence. La coque de l'œuf joue donc ici seulement

le rôle d'un substratum. Pourquoi n'en serait-il pas ainsi des cellules à villosités où les spermatozoïdes iraient se fixer par un simple phénomène de cytotactisme ou par l'intermédiaire de la substance visqueuse qui est visible à la surface de ces cellules. Cependant dans ces spermatozoïdes dégénérant sur la coque des œufs, j'ai constaté que la forme conique générale n'existe pas, car ils sont fixés par leur face ventrale, si l'on peut ainsi parler, ce qui leur donne vus d'en haut, une forme ovoïde que j'attribue uniquement à un phénomène d'équilibre plasmatique. De profil l'aspect est aplati. J'explique de même que le corps réfringent de ces spermatozoïdes diminue progressivement de volume en prenant la forme sphérique tandis que les spermatozoïdes fixés aux villosités ont un corps réfringent qui garde une forme conique en dégénérant. Mais dans le cas des spermatozoïdes fixés sur la coque des œufs il m'a paru que le corps réfringent dégénérait par une sorte de phénomène d'exosmose au lieu de se résoudre en granules; car j'ai trouvé dans ces spermatozoïdes des corps réfringents plus ou moins sphériques et fripés comme s'ils diminuaient de volume par expulsion d'un liquide intérieur (figs. 19 et 20, pl. XIV). Les spermatozoïdes en dégénérescence ne sont donc pas nécessairement en contact avec la cellule à villosités (fig. 3) et ils peuvent dégénérer sans jamais s'unir à celle-ci, ce qui semble indiquer l'absence d'une action digestive ou dégénérative de la part de la cellule à villosités.

Cependant ce que je viens de dire n'exclut pas, en dehors d'un phénomène de cytotactisme, un véritable phénomène de phagocytose de ces spermatozoïdes en dégénérescence. Cependant je n'ai jamais pu le constater et il est certainement bien moins net et moins visible que celui que j'ai observé dans la partie inférieure de l'utérus aux dépens de spermatozoïdes mûrs pourvus de corps réfringents volumineux qui sont contenus dans les sillons et dont il est facile de suivre la destinée dans l'intérieur de la cellule qui les a englobés. Peut-être les spermatozoïdes dégénérés sont-ils finalement expulsés au dehors par le courant descendant des œufs? Il me semble difficile de se prononcer.

Mais englober et digérer les spermatozoïdes n'est pas le seul rôle des cellules épithéliales de l'utérus et du receptacle séminal. Il est pour moi bien démontré qu'elles jouent en même temps le rôle de cellules sécrétrices mérocrines. Van Beneden écrivait en 1883: «Cet épithélium si particulier a bien probablement une fonction glandulaire. On trouve en effet dans le tiers inférieur de l'oviducte une substance semi-liquide entre les œufs. Mais je ne pense pas que les papilles cellulaires peuvent se détacher chez des cellules et se

transformer en un produit de sécrétion. Les coupes ne montrent jamais de papilles libres, ni entre les œufs, ni à la periphérie de la colonne ovulaire entre celle-ci et la paroi de l'oviducte.» Schneider au contraire est d'avis que les papilles peuvent se détacher par suite d'un étranglement progressif. Leuckart a vérifié ce fait et récemment Domaschko (04) a vu des villosités, de l'extrémité desquelles se détachaient des sphères protoplasmiques qui se pressaient entre les produits génitaux. Cette observation est très facile à refaire et je m'étonne que van Beneden ait pu nier la présence de ces sphères provenant du détachement de portions de villosités, qui possèdent comme celles-ci une couche enveloppante très nette, parfaitement différenciée et contiennent en leur centre des grains colorables en noir par l'hématoxyline de Heidenhain dans un plasma à réseau grossier. Il est probable qu'il s'agit là de sécrétions qui jouent un rôle dans la formation de la membrane de l'œuf.

D'ailleurs il en est à peu près de même chez le mâle où on trouve dans le canal déférent et la vésicule séminale ces cellules à villosités mais plus fines, plus délicates que dans les organes femelles. J'y ai remarqué de même la formation de sphérules analogues à celles qu'on trouve dans l'utérus, aux dépens du plasma des papilles, possédant également un double contour et présentant tous les mêmes caractères. Il est probable que la substance provenant de ces sphères détachées des papilles joue un rôle nutritif pour les spermatides ou les œufs en développement. Ce sont les «Nährzellen» de Scheben mais dont j'interprète le rôle nutritif de façon tout à fait différente.

Scheben a vu, et j'ai revu après lui, entre les cellules à villosités, des éléments qu'il appelle cellules glandulaires et qu'il représente dans la fig. 3 de son texte. Il attribue à ces cellules la formation de la substance qui constitue la coque des œufs. Vogt et Yung partagent le même avis.

Je ferai remarquer ici qu'il y a à considérer deux substances sécrétées: la substance qui forme la coque de l'œuf et la substance gélatineuse qui constitue le milieu dans lequel sont plongés les œufs. Mon avis est que Scheben a tort de considérer deux sortes de cellules: cellules à villosités et cellules sécrétrices disposées entre les premières. Je crois que les cellules sécrétrices ne sont que le résultat d'une évolution, d'une transformation des cellules à villosités qui sécrètent d'abord des balles de plasma; cette substance plasmatique constitue le milieu nourricier pour les éléments génitaux qui donne la partie liquide du sperme chez le mâle et la substance interstitielle des œufs chez la femelle; ensuite ces cellules

vieillissent et présentent l'aspect de cellules sécrétrices mérocrines ordinaires produisant une substance qui joue probablement un rôle dans la production de la coque des œufs.

On peut trouver à ces cellules épithéliales un troisième rôle après le rôle phagocytaire et glandulaire, c'est un rôle mécanique. En effet il suffit d'observer ces cellules sur le vivant pour constater, ce qui se voit particulièrement bien chez le mâle, d'actifs mouvements amiboïdes qui ont certainement pour rôle de faire progresser et de brasser les éléments génitaux dans l'utérus et dans le canal déférent; car les tubes génitaux des *Ascaris* comme ceux de tous les Nématodes, sont totalement dépourvus de cils vibratiles qui pourraient servir à la progression de ces éléments. Cependant chez *Lecanocephalus*, HAMANN a trouvé dans ces tubes des bouquets de poils, ce qui est une exception chez les Nématodes; mais aussi par contre chez *Lecanocephalus* les cellules à villosités n'existent pas.

Enfin, c'est sans doute entre ces cellules, comme le pense VAN BENEDEN, que se réfugient les spermatozoïdes pendant la descente des œufs et, chose curieuse et difficile à expliquer, on observe que dans les sillons les spermatozoïdes sont presque tous orientés avec le noyau vers le fond du sillon. Je ne pense pas qu'il faille adopter l'idée de VOGT et YUNG qui supposent que les spermatozoïdes suivent les sillons pour remonter du vagin dans l'utérus, car au moment de l'accouplement le sperme doit remplir toute la lumière du tube femelle. Malgré tout, le rôle de ces spermatozoïdes logés dans les sillons n'est pas encore complètement élucidé.

Nous voyous donc après avoir passé en revue les diverses idées émises sur le lieu et le mode de développement des spermatozoïdes de l'*Ascaris megalocephala*, combien les opinions diffèrent surtout en ce qui concerne le lieu où se passe l'histogénèse du spermatozoïde, le rôle des cellules à villosités et l'interprétation des quatre types de VAN BENEDEN. Je crois avoir réussi à montrer que l'opinion la plus rationnelle et la plus vraisemblable est la théorie du développement intratesticulaire qui a été nettement enoncée par A. MAYER en 1908 dans son mémoire intitulé: Zur Kenntnis der Samenbildung bei *Ascaris megalacephala.* Je ne puis que me rallier à cette théorie que mes observations contribuent à confirmer.

Nous allons passer maintenant dans la deuxième partie, à l'étude détaillée de l'évolution de la spermatide, telle qu'elle s'effectue dans les voies génitales du mâle. Nous étudierons la formation de la jeune spermatide; puis séparément l'évolution de ses diverses parties. Après

quoi nous jetterons un coup d'œil d'ensemble sur la spermiogénèse, telle qu'elle nous est apparue, et nous terminerons dans la troisième partie par l'étude des transformations du spermatozoïde dans l'œuf jusqu'à la formation du pronucléus mâle.

Deuxième partie.

Formation de la jeune spermatide.

En 1849, Reichert étudiant deux petits Nématodes parasites de la grenouille, *Strongylus auricularis* et *Ascaris acuminata* découvrit qu'il se forme constamment quatre spermatozoïdes aux dépens d'une même cellule-mère. Il observa en même temps que, pendant leur formation, les jeunes zoospermes présentaient une structure radiaire, due à un arrangement régulier des particules protoplasmiques. C'était la première fois qu'on observait dans la division cellulaire ces formations qui furent plus tard nommées asters.

H. Munk, Claparède, R. Leuckart revirent les faits découverts par Reichert sur divers Nématodes; H. Munk les observa chez *Ascaris megalocephala* et R. Leuckart chez *Ascaris lumbricoïdes*.

C'est Munk (1858) qui étudia le premier chez *Ascaris megalocephala* la formation des spermatides et leur développement en spermatozoïdes. Il a observé que deux divisions successives d'un spermatocyte donnaient naissance à quatre spermatides qui restaient un certain temps accollées ensemble, tandis que chacune sécrétait une substance visqueuse qui s'accumulait au centre du groupe de manière à constituer une croix formée par l'accollement de quatre cônes réunis par leurs sommets. Les spermatides se détachent ensuite de la substance visqueuse qui disparaît.

Van Beneden et Julin ont observé le même fait et ils ont donné au groupe de quatre le nom de spermatogemme: «Après cette première division il s'en produit une seconde en tout semblable à la première. Il en résulte la formation de quatre spermatocytes (spermatides) disposés comme nous l'avons dit plus haut: ils sont unis entre eux en un spermatogemme à forme tétraédrique, un spermatocyte occupant chacun des angles du tétraèdre. La substance cimentaire qui les réunit est parfaitement hyaline, incolore et homogène; elle est très peu abondante . . . A ce moment commence la formation du cytophore». Lorsque les spermatogemmes arrivent dans le canal déférent, van Beneden et Julin voient les spermatozoïdes (spermatides) se détacher du cytophore et devenir libres. Ils voient ces éléments sous la forme de petites sphères tronquées entourées à la periphérie d'une rangée de corps brillants et

incolores qu'on voit devenir de plus en plus volumineux. La spermatide possède alors un petit noyau chromatique sphérique et très dense, entouré d'une zone claire périnucléaire. Entre celle-ci et la rangée des corpuscules brillants se trouve une couche de protoplasme finement granuleux.

Van Beneden et Julin ont constamment trouvé dans la vésicule séminale des spermatides sphéroïdales légèrement tronquées, et se faisant remarquer par la présence d'une couche corticale très brillante et composée d'une rangée unique de gros globules réfringents. O. Hertwig (90) a revu les faits décrits par Reichert, Munk, van Beneden et Julin. Il montra que la deuxième division de maturation n'est pas en tout semblable à la première, comme l'avaient cru van Beneden et Julin, et il reconnut qu'elle suit immédiatement la première sans l'intercalation d'une phase de repos, par suite sans formation d'un nucléole. Dans ses préparations par dilacération il a pu isoler de fines cordelettes de protoplasme ramifiées, aux extrémités desquelles étaient disposées les spermatides dérivant de deux divisions successives d'une même cellule-mère. Ceci correspond aux spermatogemmes de van Beneden et Julin.

Tretjakoff (05) a revu et vérifié les phénomènes décrits par ces divers auteurs et tout le monde est aujourd'hui d'accord pour admettre que deux mitoses successives, dont le détail a été bien étudié par O. Hertwig et A. Brauer, donnent quatre éléments appelés spermatides.

La jeune spermatide qui vient de se détacher du cytophore prend une forme plus ou moins sphérique. C'est un élément composé extérieurement d'une zone plasmatique contenant des granulations réfringentes qui ont une disposition rayonnante et contiennent à leur intérieur de minuscules bâtonnets colorables. En dedans de cette zone se trouve un protoplasma finement granuleux qui contient le noyau formé d'une masse très chromatique présentant une forme dentelée comme s'il était susceptible de mouvements amiboïdes. Il est entouré d'une zone claire, la zone périnucléaire, dépourvue de granulations.

La jeune spermatide nous apparaît donc comme un élément d'une structure relativement très simple, de forme à peu près sphérique contenant en son centre le noyau très chromatique et autour une masse protoplasmique présentant des granulations spéciales que nous étudierons plus loin avec quelque détail. Passons maintenant à l'étude plus complète des diverses parties de la spermatide. Nous étudierons successivement: le corps mitochondrial, les sphérules réfringentes, le corps réfringent, le noyau, le Spitzenstück, le corps chromatoïde, le centrosome, les formations cytoplasmiques.

Le corps mitochondrial.

Nous avons vu qu'on peut distinguer dans la spermatide trois parties principales et concentriques l'une par rapport à l'autre. Extérieurement, une zone de sphérules réfringentes, au dessous une masse protoplasmique intérieure, enfin au centre le noyau.

La masse protoplasmique intérieure est formée d'un réseau assez grossier; on y voit une structure alvéolaire avec de nombreux grains, dont certains atteignent une taille appréciable, les uns très fins, d'autres plus gros. Ce sont eux que Schneider qualifie de «Körnchen von unbestimmter Bedeutung». Ils sont disposés en amas dense surtout autour de la zone périnucléaire dont ils font ressortir la teinte claire (figs. 28, 29 etc.). Marcus (06) les a vus dans la spermatide de l'*Ascaris canis* ainsi disposés autour du noyau et ne remplissant pas la totalité du protoplasme. Il a constaté qu'ils se colorent vivement par l'hématoxyline de Delafield et les a vu se répandre dans le plasma de l'œuf après la pénétration du spermatozoïde. Il dit à leur sujet: «Je ne puis rien dire sur ce qu'il en advient ensuite ni sur leur importance; peut-être correspondent-ils aux mitochondries».

Ces grains ont été vus et figurés par Tretjakoff (05). A. Mayer (08) a étudié ces granulations avec grand soin dans la spermatide et le spermatozoïde de l'*Ascaris megalocephala*. Il n'hésite pas à les qualifier de mitochondries, car elles prennent la coloration que Benda indique comme caractéristique des mitochondries et concourent à la formation d'un véritable corps mitochondrial. Appliquant à leur étude la méthode de Benda, il a vu ces granules se colorer en violet intense alors que les grains réfringents de la périphérie se coloraient en noir bleuâtre et la chromatine en rouge-brun. Il a obtenu de bons résultats par la fixation au liquide de Zenker et la coloration de Heidenhain. Il a vu ces grains, que nous désignerons dès à présent sous le nom de grains mitochondriaux, disposés d'abord régulièrement autour du noyau dans la jeune spermatide. Au point de vue de leur origine il a constaté ce fait intéressant, que ces granules apparaissent précisement au moment où disparaissent ces éléments en forme de bâtonnets très particuliers décrits par Hertwig et sur lesquels nous reviendrons plus loin. Il en déduit l'hypothèse que ce sont ces bâtonnets qui produisent les grains mitochondriaux. Ces bâtonnets eux-mêmes dérivent d'ailleurs comme l'a bien montré Tretjakoff (05) de la réunion de granules semblables situés dans le plasma des spermatocytes de premier ordre. Dans sa fig. 34 Tretjakoff montre ce processus: »Die intensiv gefärbten Protoplasmamikrosomen ver-

schmelzen miteinander zu länglichen, der Längsachse der Ovalkörner folgenden, Stäbchen.« On a alors des sphérules réfringentes ovales dont l'axe est occupé par un ou plusieurs bâtonnets chromatiques. Il n'est pas douteux que ce phénomène de granulations se réunissant en bâtonnets qui se résolvent ensuite en granulations ressemble à la manière d'être des mitochondries de Benda.

A un certain moment, on voit les sphérules perdre leurs bâtonnets et alors apparaissent dans le plasma les grains mitochondriaux. Ceux-ci vont se placer au centre de la spermatide où ils se réunissent et se pressent autour du noyau laissant cependant autour de lui une zone claire. Mayer a figuré ce processus dans ses figs. 20, 21, 22 (pl. XV). Le corps mitochondrial formerait alors une sorte de corps solide autour du noyau pouvant posséder des sortes de prolongements pseudopodiques c'est-à-dire une forme non régulièrement sphérique (Mayer fig. 61, Scheben fig. 4) qui sont pour Scheben les prolongements pseudopodiques de ce qu'il considère comme le noyau. Donc le corps mitochondrial de Mayer correspond au noyau de Scheben. A la fin de l'évolution de la spermatide le corps mitochondrial se rendrait à un des pôles du spermatozoïde suivant le noyau dans sa migration.

Etudiant la structure de ce corps mitochondrial, j'ai pu y distinguer deux éléments; des granules colorables en noir foncé par la méthode de Heidenhain que je n'ai jamais vus aussi régulièrement sphériques que les figure A. Mayer. Mais j'ai distingué en outre entre ces granules qui ont une dimension notable des grains beaucoup plus fins, très rapprochés et nettement éosinophiles. Le corps mitochondrial serait constitué pour moi dans son ensemble par ces deux sortes de granulations. Ces granulations sont si serrées qu'elles donnent un aspect foncé au corps mitochondrial, ce qui fait ressortir plus nettement l'auréole claire qui entoure la masse chromatique centrale.

J'ai constaté que le chondriome accompagnait constamment le noyau qui en occupait toujours le centre; dans le spermatozoïde mûr la partie élargie, dénommée couronne par Carnoy, est presque exclusivement constituée par le corps mitochondrial entourant le noyau.

Quant au rôle du corps mitochondrial A. Mayer pense qu'il joue un rôle protecteur. Les bâtonnets joueraient dans les spermatocytes le rôle d'une sorte de squelette pour protéger les mitoses délicates qui s'y passent. Le corps mitochondrial servirait ensuite à protéger le spermatozoïde pendant son trajet dans les voies femelles. Je partage entièrement l'idée de Mayer: le chondriome joue le rôle d'un organe protecteur des parties essentielles renfermées dans le noyau qui risqueraient sans lui

d'être exposées à une trop facile destruction pendant le long trajet que les spermatozoïdes ont à effectuer. On peut avoir une preuve de la rigidité du corps mitochondrial dans ce fait: fréquemment dans l'utérus la couronne du spermatozoïde est séparée du corps réfringent par fracture. Si le corps mitochondrial n'etait pas doué d'une assez grande rigidité, la couronne serait broyée et non nettement sectionnée.

Mais en dehors du rôle protecteur, je pense que le chondriome doit participer au phénomène mécanique de la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf comme nous le verrons plus loin.

Mon interprétation du rôle du corps mitochondrial peut être rapprochée de celle de Kolzoff, qui pense que dans les spermatozoïdes des Décapodes les mitochondries ont une grande importance comme organe de protection et d'appui. Il a vu aussi les mitochondries se réunir en un corps spécial d'où dérive le squelette rigide si caractéristique de ces spermatozoïdes. Donc au point de vue des mitochondries on peut rapprocher le spermatozoïde de l'*Ascaris* de celui des Décapodes.

Les sphérules réfringentes.

Le protoplasma des spermatocytes au moment de leurs divisions est caractérisé par la présence de corpuscules sphériques réfringents qui sont répartis dans les quatre spermatides issues de la division.

Van Beneden et Julin ont vu dans la région de maturation le corps protoplasmique des spermatocytes augmenter de volume et se charger de granules brillants. Ils virent ces granules grossir progressivement et constituer ce qu'ils appelèrent «les granulations protoplasmiques» caractéristiques des spermatocytes.

L'étude la meilleure et la plus complète de la genèse et de l'évolution de ces granulations a été faite par Tretjakoff. Il les a vu apparaître sous la forme de petits granules sphériques se distinguant au début des microsomes protoplasmiques par leur faculté marquée à conserver la coloration à l'hématoxyline. Le volume et la quantité de ces granulations augmente en même temps que les spermatocytes perdent toute trace de fixation sur le rachis et arrivent à avoir des contours plus réguliers.

Pendant l'accroissement de ces granulations, que je nommerai pour éviter toute confusion les «sphérules réfringentes», Tretjakoff aperçut entre elles des grains qui devenaient de plus en plus colorables. En même temps les sphérules perdaient leur colorabilité pendant que leurs dimensions devenaient plus régulières et plus égales. Elles prenaient une forme ovale pendant que les microsomes colorables du cytoplasme se réunissaient en bâtonnets qui se disposaient dans les sphérules. Chaque

sphérule contient alors un bâtonnet disposé suivant son grand axe. On a vu que A. Mayer interprète ces bâtonnets comme les mitochondries. Les sphérules sont alors disposées irregulièrement dans le plasma des spermatocytes.

J'ai pu facilement vérifier ceci par la méthode à l'hématoxyline ferrique de Heidenhain où l'on voit au milieu de grains ellipsoïdaux et réfringents de dimensions notables, de petites baguettes colorables en bleu noirâtre. Il est probable que les sphérules doivent leur origine à ces granules mitochondriaux, mais ceci est loin d'être vérifié. En effet il est possible que ces granulations dérivent de celles qui existent dans les spermatogonies et qui se sont effacées ensuite.

Au moment de la division des spermatocytes on voit les centrosomes se diriger vers les pôles du noyau; alors se produit une orientation dans le protoplasme de ces éléments et les sphérules se disposent en séries concentriques et rayonnantes, et elles se rangent de manière à ce que les bâtonnets qui y sont inclus soient dirigés suivant le prolongement des rayons astériens qui sont peu développés.

J'ai suivi l'évolution des sphérules; je les ai vues d'ovales devenir globuleuses. D'abord les bâtonnets qu'elles contiennent persistent avec leur disposition rayonnante, puis j'ai vu ceux-ci s'effacer peu à peu pour disparaître complètement. Les sphérules qui au début étaient très colorables par l'hematoxyline, sont devenues ensuite éosinophiles. Elles redeviennent enfin chromatiques; en même temps on les voit augmenter d'étendue en diminuant de nombre, ce qui est un indice de fusion. Alors on voit apparaître entre les sphérules des microsomes très colorables à l'hématoxyline qui d'après A. Mayer proviendraient de la pulvérisation des bâtonnets mitochondriaux. Les sphérules deviennent alors très volumineuses, se colorant vivement par l'hématoxyline; elles constituent une sorte de carapace à la spermatide, prête à être transportée dans l'utérus de la femelle. Van Beneden avait assisté à cette fusion des sphérules: «Les granules réfringents de la rangée externe s'agrandissent et deviennent des corps brillants et incolores de plus en plus volumineux». Elle a été vue également par Tretjakoff.

A. Mayer a observé que lorsque les mitochondries dérivées des bâtonnets se rendent au centre de la spermatide, les sphérules tendent à se rapprocher de plus en plus du plasma périphérique. Il les a vu augmenter de volume par fusion, en perdant leur forme sphérique pour celle de mottes irrégulières qui s'accollent et se superposent pour former une couronne de granulations. L'enveloppe de granulations montre alors une brèche en un point, pendant que le fusionnement continue dans

le reste de la spermatide. Mayer a représenté tous ces stades par d'excellentes figures (17 à 24, pl. XV).

J'ai reconnu que pour l'étude de l'évolution des sphérules réfringentes la méthode de Benda à la safranine vert lumière etait supérieure à la méthode de Heidenhain. J'ai constaté que lorsque les sphérules gagnaient la périphérie elles étaient colorables par les colorants plasmatiques en rose par l'éosine, en vert par la méthode de Benda. J'ai vu alors les sphérules devenir irrégulières, se fusionner en une sorte de carapace; et le fusionnement se poursuit jusqu'à ce qu'on arrive à quatre sphérules très grosses. Pendant le fusionnement, les sphérules prennent peu à peu une plus grande affinité pour les colorants nucléaires, au moins dans leur partie centrale. Par la méthode de Benda on les voit prendre alors nettement la safranine.

On peut se demander maintenant quelle est la nature et le rôle de ces sphérules qui se disposent ainsi à la périphérie de la spermatide. Van Beneden n'a émis aucune hypothèse à se sujet et il nomme prudemment ces sphérules «granulations protoplasmiques». O. Hertwig emploie constamment le mot »Dotterkörner« en parlant de ces granulations. Il les considère donc comme formée de vitellus. C'est aussi l'opinion de Scheben et de Marcus.

Or, si on admet l'hypothèse de leur formation aux dépens des grains mitochondriaux, il n'y a rien d'invraisemblable dans cette interprétation, d'autant plus que ces sphérules par tous leurs caractères morphologiques rappellent des sphérules vitellines. Mais Tretjakoff ne partage point cet avis: «Meiner Meinung nach haben die Granulationen nichts mit dem Dotter zu tun und sind jedenfalls nicht dem Eierdotter homolog». En effet il considère le vitellus comme une matière inerte tandis que ces sphérules subissent constamment des changements de forme et de grandeur aussi bien que d'intensité de coloration. Tretjakoff en conclut que les sphérules n'ont pas pour les spermatides une importance nutritive, mais bien une importance mécanique. Elles jouent pour lui un rôle de protection dans le long trajet qu'elles ont à parcourir pour atteindre l'oviducte.

Je crois que l'interprétation de Tretjakoff est acceptable; il est évident en effet, de par leur position, que les sphérules doivent jouer un rôle de protection, cependant je les crois de nature vitelline. Nous tâcherons plus loin d'éclaircir leur véritable rôle à propos du corps réfringent et de sa destinée dans l'œuf.

Pour ce qui est du sort des sphérules réfringentes, question importante, les avis sont très partagés. Pour les uns, elles disparaîtraient

complètement pendant le trajet de la vésicule séminale du mâle à l'utérus de la femelle. C'est l'opinion de van Beneden, von Erlanger, Tretjakoff, Scheben etc. qui ne donnent à ces sphérules qu'un rôle de protection purement éphémère. Pour eux elles disparaissent complètement dans le trajet à travers les voies femelles, sans laisser de traces. Pour H. Munk, les sphérules disparaîtraient dans l'organe sexuel mâle et non pas dans l'utérus. Pour les autres, les sphérules réfringentes ne disparaîtraient pas du tout dans ce trajet, mais joueraient au contraire un rôle important dans le spermatozoïde mûr. Elles donneraient par leur fusionnement le corps réfringent, élément le plus gros sinon le plus essentiel du spermatozoïde mûr et apte à la fécondation. Je crois bien que c'est Nussbaum qui a émis pour la première fois l'hypothèse que chez *Ascaris megalocephala* le corps réfringent pourrait naître des sphérules de vitellus. Schneider dans son traité (02) énonce aussi ce fait, mais il n'indique point s'il a observé de près le phénomène. H. Marcus (05) a pu confirmer le fait sur l'*Ascaris canis* et enfin A. Mayer (08) a vérifié la réalité du phénomène qu'il a représenté dans ses figs. 21 à 29, pl. XV.

Mes observations que j'exposerai dans le chapitre suivant confirment parfaitement les vues de Nussbaum, de Schneider et de A. Mayer. Je puis donc dès à présent conclure: c'est du fusionnement des sphérules réfringentes que naît le corps réfringent.

Le corps réfringent.

Comme nous l'avons vu, le spermatozoïde de l'*Ascaris* contient dans sa partie conique, que nous avons appelée papille, un gros corps dénommé par van Beneden «le corps réfringent». C'est l'organe caractéristique du spermatozoïde mûr. Il a été appelé: Kopfkappe, Schwanzkappe, Fettkörper, Glanzkörper, Hellenconus etc. par les auteurs allemands. Ces noms rendent en général le caractère le plus saillant de cet organe: son aspect. Il a en effet l'apparence d'un corps conique très brillant, très réfringent, et bien visible même sur le vivant, qui occupe la plus grande partie du corps du zoosperme. Dans le spermatozoïde mûr, le noyau est logé comme dans une niche contre la base de ce cône qui est légèrement concave.

Etudions maintenant la question de l'origine et du rôle du corps réfringent. Il suffit de parcourir la bibliographie de la spermatogénèse d'*Ascaris megalocephala* pour se rendre compte combien sont diverses les opinions émises sur l'origine de ce corps. C'est certainement un des points où les divergences sont le plus considérables.

En 1883 van Beneden, en décrivant ses quatre types de spermatozoïdes, a émis l'hypothèse que le corps réfringent caractéristique du type conoïde dérivait du bâtonnet axial ou du protoplasme granuleux constituant l'axe de la papille du type campanuliforme: «Il semble, si l'on étudie les formes de transition entre le type campanuliforme et le type conoïde, que la substance granuleuse de la queue se transforme peu à peu, de l'axe vers la périphérie en une substance réfringente et homogène . . . Le corps réfringent du stade conoïde est homologue au bâtonnet réfringent du stade précédent».

Tretjakoff émet une opinion assez analogue: il voit, dans les spermatozoïdes fixés sur la cellule nutritive de l'utérus, apparaître derrière le noyau un granule sphérique qui s'allonge en même temps qu'il s'élargit à sa partie antérieure en forme de cône. Il montre ce processus dans ses figs. 67, 68, 69, 70 (pl. XXIII). Ce granule originel, qui serait pour lui un centriole très éloigné du noyau, apparaît toujours dans le protoplasme granuleux. Lorsque le cône brillant grandit, il repousse autour de lui les microsomes qui l'environnent vers la périphérie. Le cône n'atteint souvent sa grosseur maxima qu'après que le spermatozoïde s'est détaché de la cellule nutritive. Nous avons vu que pour Scheben il ne s'y attache que lorsque le corps réfringent est complètement développé. Ces divergences d'opinion sont interéssantes à noter.

Nous avons vu plus haut quelle interprétation il faut donner aux différents types de van Beneden. Son explication n'est plus admissible, car le bâtonnet axial et la substance granuleuse représentent des stades de la dégénérescence du corps réfringent. Quant à l'explication de Tretjakoff, on peut lui appliquer les mêmes critiques; car il admet l'origine du corps réfringent aux dépens d'une granulation dans les spermatozoïdes qu'il considère comme des formes jeunes et que nous savons être des types de dégénérescence.

Les interprétations de van Beneden et de Tretjakoff ne sont donc pas admissibles: le corps réfringent ne provient ni du bâtonnet axial ni du granule qui au contraire dérivent de lui.

H. Munk, en 1858 a attribué au corps réfringent une origine nucléaire: Il a vu la zone péripherique des sphérules devenir peu à peu plus étroite, toute la partie protoplasmique intérieure de la spermatide qu'il considère comme le noyau, augmenter toujours jusqu'à ce qu'il ne reste plus enfin qu'une très mince couche périphérique entre le noyau et la membrane cellulaire. Le noyau devient alors plus dense et prend la forme d'un hémisphère creux et sa faculté de réfringence augmente beaucoup. En même temps la dernière mince couche de granules entre

le noyau et la membrane cellulaire a disparu. Enfin la membrane est détruite par éclatement, le noyau devient libre, s'étend lorsqu'il était recroquevillé et représente le zoosperme mûr.

Scheben (05), sans connaître le travail de Munk, est arrivé à des conclusions analogues. Pour lui tout l'espace intérieur en excluant la zone des sphérules constitue le noyau. Il voit ce noyau s'étirer et les sphérules disparaître. Le noyau ainsi étiré a pris une forme conique pendant que le globule chromatique émigre hors de celui-ci. Le noyau conique donnerait alors le corps réfringent. Il représente ce processus dans ses figures 7, 8, 9, 10 (pl. XIV). Je crois qu'on peut opposer diverses critiques à la manière de voir de Scheben. Comme Munk il considère tout l'espace intérieur de la spermatide comme le noyau; or, cette zone granuleuse se colore exclusivement par les colorants plasmatiques et est dépourvue de membrane limitante. Le karyosome qu'il considère comme un nucléole est le véritable noyau. En outre il y a certainement une lacune entre ses figures 9 et 10. Il prétend que le stade 9 est le dernier qu'il ait pu trouver chez le mâle et que le stade 10 est le plus jeune de ceux qu'il a rencontrés chez la femelle. Or le stade 10 a un corps réfringent parfaitement développé et colorable par l'hématoxyline ferrique et le stade 9 n'en possède pas encore et rien n'indique que de la masse finement granuleuse et incolore du stade 9 doive nécessairement dériver le corps réfringent, pendant que les sphérules réfringentes disparaîtraient inutilisées. Pour moi, je crois qu'il manque un assez grand nombre de stades entre le stade 9 et le stade 10 de Scheben et son hypothèse d'origine nucléaire est une simple hypothèse, admissible il est vrai, mais que ses figures ne démontrent point.

Ch. Struckmann (05) envisage le noyau de la même manière que Scheben et chez *Strongylus filaria* les phénomènes seraient analogues. Le corps réfringent serait formé par le suc nucléaire devenu fortement réfringent: Il voit les fins granules correspondant aux sphérules de l'*Ascaris* disparaître; mais il avoue n'avoir pas pu suivre, comme Scheben, les stades de la formation du corps réfringent. On peut lui appliquer la même critique.

L. Auerbach pense aussi que le corps réfringent a probablement une origine nucléaire et il base son opinion sur les constatations qui lui ont été fournies par les colorations doubles. Il voit en effet le corps réfringent se colorer comme le noyau et il en conclut: «Danach könnte dieser Körper sehr wohl gleichsam ein Auswuchs des Kernes sein». Il voit en effet sortir du noyau une sorte de baguette qui produirait le corps réfringent.

Pour R. von Erlanger, le corps réfringent doit être considéré comme un véritable Nebenkern. Il représenterait le reste du fuseau de la dernière division de maturation. Je crois que cette interprétation ne peut être soutenue; car pendant toute l'évolution de la spermatide, on n'aperçoit plus aucune trace des restes fusoriaux.

Il y a encore une autre manière de voir qui me paraît beaucoup plus rationelle, qui est basée sur des faits et que mes observations ont contribué à démontrer; c'est celle des auteurs qui pensent que les sphérules réfringentes, loin de disparaître sans utilité ultérieure donneraient le corps réfringent par leur fusionnement.

C'est Nussbaum en 1884 qui a soutenu le premier cette théorie. Pour lui, le corps réfringent se formerait par fusion des grains réfringents des zoospermes séminaux. D'abord petits et nombreux ils grossissent et se fusionnent jusqu'à former un corps brillant conique à la base duquel sont attachés le noyau et le protoplasme cellulaire. Schneider est du même avis: il pense que le corps réfringent est produit par les globules vitellins. Marcus chez *Ascaris canis* a très nettement vu le corps réfringent dériver de la fusion des sphères vitellines, cette fusion s'effectuant seulement à un pôle de la spermatide. Ce fusionnement aboutit à la formation d'un cône creux. Löwenthal a vu le même phénomène chez *Oxyuris ambigua* dont le spermatozoïde est muni d'une sorte de queue qui provient du fusionnement des sphérules du plasma et qu'il homologue avec juste raison au corps réfringent des spermatozoïdes de l'*Ascaris*.

D'après Kolzoff la capsule des zoospermes des Décapodes aurait une origine analogue.

A. Mayer a vu le fusionnement progressif des sphérules réfringentes en mottes irrégulières et il en a donné une série de figures (22 à 29, pl. XV). Il a trouvé chez le mâle des spermatozoïdes avec corps réfringent à peu près complètement formé montrant seulement quelques sillons à la surface indiquant la trace des diverses mottes dont la fusion n'est pas encore terminée. Finalement ces sillons s'effacent.

J'ai observé des faits analogues mais non identiques à ceux que décrit et figure Mayer.

J'ai vu les sphérules se fusionner de plus en plus pour constituer des sphères de moins en moins nombreuses et de plus en plus grosses. Or ce fusionnement a lieu à un seul pôle où les sphérules sont très grosses tandis qu'au pôle opposé on a une interruption de l'enveloppe de sphérules. Pendant ce fusionnement la spermatide est passée peu à peu de la forme sphérique à la forme hémisphérique, l'interruption de l'enveloppe correspondant à la partie aplatie de l'hémisphère (fig. 42, pl. XV). Finale-

ment on arrive à n'avoir plus que trois ou quatre sphérules volumineuses et nettement séparées par de profonds sillons (figs. 43, 44, 45, pl. XV). Enfin se produit le fusionnement complet des sphérules (fig. 46, pl. XVI). La spermatide constitue alors une sorte d'hémisphère formé d'une substance brillante et homogène dans le creux de laquelle on aperçoit le noyau avec le corps mitochondrial et un peu de cytoplasme. Ceci correspond sans doute à l'hémisphère creux que MUNK (58) a été seul à apercevoir.

On assiste alors à un curieux phénomène que je crois être le premier à observer et à décrire. On voit cet hémisphère aplati dont l'orifice est assez étroit s'allonger. L'orifice se trouve ainsi peu à peu projeté en avant par la formation d'une sorte de col. Lorsque ce col de substance réfringente s'est suffisamment allongé, on voit son orifice se dilater, s'élargir pour donner une sorte de coupe assez évasée (figs. 49 à 57, pl. XVI). Dans la concavité, on voit le noyau entouré du corps mitochondrial et du cytoplasme. Les bords de la coupe sont minces et très nets. On voit alors se produire une sorte d'étranglement entre le corps de la coupe et ses bords qui s'élargissent en pavillon. C'est cette sorte de pavillon que j'ai appelé «la collerette». Le noyau occupe toujours le fond de la concavité, le corps de la coupe s'allonge alors peu à peu pendant qu'apparaît à son pôle opposé à la collerette une mince bande protoplasmique (figs. 56, 57, pl. XVI).

J'ai retrouvé ces stades avancés, qui n'ont point encore été observés, chez de rares individus; mais ils étaient extraordinairement abondants dans mes préparations et je pourrais donner de chacun quantité de figures ou de photographies.

A mesure que le corps réfringent qui constitue le corps de la coupe s'allonge, la collerette devient de moins en moins large, la concavité de la coupe de moins en moins profonde, si bien que le cytoplasme intérieur avec le noyau émerge alors à l'extérieur où il vient constituer la couronne pendant que la collerette s'efface à peu près complètement (figs. 58, 59, pl. XVI).

Je crois que c'est le reste de la collerette qui constitue la plaque limite si nette dans les spermatozoïdes de t y p e c a m p a n u l i f o r m e (figs. 10 et 11, pl. XIV).

Les faits que j'ai observés au sujet de la formation du corps réfringent s'éloignent de ceux décrits et figurés par MAYER et si je suis d'accord avec lui dans sa description des premiers stades (figs. 13 à 23 de MAYER), je n'ai point aperçu de stades ressemblant à ceux qu'il représente dans ses figures 24 à 27.

Donc il résulte des observations les plus récentes de Marcus, de Mayer et des miennes que le corps réfringent naît de la fusion des sphérules du plasma de la spermatide. Je n'ai de cela aucun doute, car j'ai pu suivre tous les stades de l'évolution et vérifier les faits par des colorants appropriés.

Maintenant que nous avons vu la formation du corps réfringent, voyons quelle est sa nature et son rôle.

Meissner, qui a le premier signalé la présence des corps réfringents dans les spermatozoïdes des Nématodes, les considère comme un produit de dégénérescence graisseuse des spermatozoïdes et admet que ces corps sont destinés à disparaître.

Pour van Beneden au contraire: «Ces corps ne sont pas constitués par une substance grasse: ils ne se colorent pas en noir par l'acide osmique et ne se dissolvent ni dans l'alcool ni dans l'éther». Il a de plus constaté, comme je l'ai constaté moi-même, que le corps réfringent se colorait en vert par le picro-carmin. Carnoy et Lebrun pensent qu'il est formé d'albumine et d'un composé nucléinien, très probablement une nucléo-albumine qui est peut-être d'une nature spéciale. Ils attribuent à cette substance la coloration noire que prend le spermatozoïde par l'hématoxyline au fer et bleu violet par le vert de méthyle.

Auerbach a constaté aussi que le corps réfringent prend les colorants nucléaires ce qui l'amène à le considérer comme dérivé du noyau. Mes observations m'ont permis de constater que, dans les colorations doubles, le corps réfringent prenait toujours les colorants nucléaires. J'ai essayé par exemple la méthode de Mann. J'ai vu le plasma se colorer en bleu, la chromatine du noyau en violet et le corps réfringent en rouge, ce qui indique qu'il est formé de pyrénine ou d'une substance analogue. Je conclus qu'il doit être formé, comme l'avaient pensé Carnoy et Lebrun, par une nucléoalbumine.

Ces constatations pourraient paraître favorables à la théorie de l'origine nucléaire du corps réfringent soutenue par Scheben, Struckmann etc. Cependant il n'en est rien. J'ai en effet constaté que la substance des sphérules réfringentes subissait des changements dans sa structure chimique et par suite dans sa colorabilité. J'ai employé l'hématoxyline ferrique de Heidenhain, et j'ai obtenu d'excellents résultats par la méthode de coloration de Benda à la safranine-vert lumière. Dans les spermatides jeunes et peu évoluées, j'ai vu les sphérules prendre nettement le vert ce qui semble indiquer leur nature plasmatique, elles se colorent aussi très bien en rose par la fuchsine acide. Mais j'ai constaté que, à mesure que leur croissance et leur fusionnement s'effectuait, elles

prenaient une affinité de plus en plus grande pour la safranine et dans les derniers stades le corps réfringent à peu près formé qui constitue presque exclusivement le corps de la spermatide se colore vivement en rouge, tandis qu'on n'a qu'une mince bande verte de plasma. Je crois qu'il y a ici une évolution dans la nature chimique de la substance réfringente qui est finalement formée par une nucléoalbumine dans le corps réfringent mûr. Ceci explique que celui-ci se colore alors vivement en rose par le carmin boracique.

On a observé fréquemment la présence dans les corps réfringents de sortes de nucléoles, c'est-à-dire d'inclusions sphériques qui sont plus colorables que sa substance par le carmin boracique. J'en ai observé souvent jusqu'à 5 ou 6. Cela ressemble à ce que A. Mayer a représenté dans ses figs. 32, 33, 34 (pl. XV).

Quel est le rôle du corps réfringent? Beaucoup d'auteurs n'ont pu lui en trouver aucun. Van Beneden, et beaucoup d'autres avec lui, pensent qu'il est inutile; il écrit: «Il est indifférent pour assurer la fécondité de l'œuf que la copulation entre l'œuf et un zoosperme . . . s'opère au stade pyriforme, campanuliforme ou conoïde», et plus loin: «ce qui n'est pas douteux, c'est que le corps réfringent est un élément très accessoire, très peu important, voire même accidentel du zoosperme». Auerbach et Scheben pensent au contraire que ce corps a un rôle important dans la fécondation. Pour Scheben, il contribuerait à former le pronucléus mâle. Tretjakoff lui attribue un rôle mécanique: il contribuerait à protéger la tête du sphermatozoïde contre l'écrasement ou la déformation par les œufs. Je crois que nous devons accepter cette explication. Il me paraît probable de plus que ce corps joue, comme le corps mitochondrial, et peut-être plus que lui, un rôle dans la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf, en servant de point fixe dans les mouvements amiboïdes du plasma du zoosperme en train de pénétrer. Il sert aussi à protéger l'élément important, le noyau, qui est logé dans la concavité de sa base. Nussbaum assimile le corps réfringent à la coiffe (Kopfkappe) des spermatozoïdes des Vertébrés.

Pour Marcus au contraire, le corps réfringent jouerait le rôle d'un corps nutritif, étant formé de vitellus. Il émet alors l'hypothèse que les sphérules formatives pourraient dériver de la trophochromatine répandue dans le plasma des spermatocytes. Il est possible que le corps réfringent ait aussi ce troisième rôle et serve d'aliment pour l'œuf. Il peut fort bien d'ailleurs avoir à la fois les trois fonctions: mécanique, protectrice et nutritive.

Le fait qu'un spermatozoïde contienne du vitellus n'est pas extra-

ordinaire; pour Marcus, c'est l'indice d'un état primitif. Je pense que ce serait peut-être là une conséquence du parasitisme. Dans tous les cas, ce n'est pas un fait exceptionnel. En effet Léger a montré dans le spermatozoïde d'une Grégarine, *Stylorhynchus*, la présence d'une quantité considérable de vitellus que cet élément mobile apporte à l'œuf.

Il est intéressant de rapprocher le corps réfringent du spermatozoïde de l'*Ascaris*, de la capsule des zoospermes des Nématodes, qui a une genèse et un rôle tout à fait comparables. Elle dérive également du fusionnement des sphérules.

Le noyau, le spitzenstück et le corps chromatoïde.

Les auteurs ne s'entendent point sur ce qu'il faut entendre par le mot noyau dans la spermatide de l'*Ascaris*.

Cette spermatide est formée d'une couche périphérique de sphérules réfringentes, en dedans de laquelle se trouve une masse protoplasmique dont le centre est occupé par un globule très chromatique entouré d'une zone claire.

Pour Munk, qui étudia le premier cette spermatide, toute la masse intérieure constitue le noyau dont le globule chromatique ne serait que le nucléole. Plus tard, van Beneden et Julin donnèrent le nom de noyau exclusivement au petit corps sphérique fortement colorable en rouge par le carmin; ils le virent entouré d'une zone claire qu'ils appelèrent la »zone périnucléaire».

Pour d'autres auteurs comme Zacharias, la partie chromatique de la spermatide est l'homologue de la chromatine de l'œuf et non du noyau entier. Il considère la vacuole claire comme faisant partie du noyau. O. Hertwig est du même avis, et il donne à la zone claire le nom de «Kernvacuole». De même Auerbach voit une cavité ronde dans laquelle nage un assez gros globule réfringent et colorable. Il considère la cavité comme cavité nucléaire et le globule qui y est contenu comme un «Inhaltskörper» du noyau. Il a aperçu que cette cavité est limitée par une ligne très fine plus nettement marquée à la partie postérieure. Il considère cette ligne comme une membrane nucléaire. Cette membrane a été revue et figurée par A. Mayer. Pour Marcus, le corps chromatique central constitue à lui seul le noyau, car il le considère comme renfermant en plus de la chromatine, de la substance achromatique englobant le centrosome. Scheben ne peut croire que ce corps que nous appelerons désormais le karyosome renferme la substance achromatique, il ne représente pour lui que le chromosome unique chez univalens ou les deux chromosomes chez bivalens: »Durch meine eigenen Untersuchungs-

resultate sehe ich mich veranlaßt, die Beziehung ,Kern' für das Chromatin des *Ascaris*-Spermatozoons abzulehnen; ,Kern' nenne ich beim Spermatid die chromatischen Elemente + Kernvacuole, für die chromatischen Elemente behalte ich die Bezeichnung ,Chromosoma' bei«. En effet Scheben considère tout l'espace intérieur de la spermatide comme constituant le noyau. Son opinion peut ainsi être rapprochée de celle de Munk. De même Struckmann, dans son excellent travail sur la spermatogénèse de *Strongylus filaria*, adopte une manière de voir analogue. Dans la spermatide, il voit une région centrale assez étendue qui renferme la chromatine et le centrosome; cependant il n'a pu constater la présence d'une membrane nucléaire, mais il fait remarquer qu'il peut exister des noyaux dépourvus de membrane.

Etudiant le noyau, j'ai souvent observé la zone claire périnucléaire, mais j'ai pu constater qu'elle n'était pas constante. Elle représente probablement le nucléoplasma exsudé du karyosome. Je n'y ai vu aucun trabécule, aucun réseau délicat unissant la masse centrale à la membrane nucléaire, si elle existe, et qui puisse faire comparer ce noyau à un noyau de Rhizopode ou de Sporozoaire.

Quant à la membrane nucléaire, je ne puis affirmer son existence, quoique la zone périnucléaire ait un contour très net en général. D'ailleurs son existence n'est pas indispensable et ne nous empêche pas d'affirmer que le noyau est formé du karyosome additionné de la vacuole nucléaire. Je considère d'ailleurs le karyosome comme formé de chromatine et de linine, n'ayant pas les raisons de Scheben pour refuser à cet élément toute substance achromatique. Ce que Scheben, et Munk avant lui, considèrent comme le noyau est simplement le cytoplasme de la spermatide.

Voyons maintenant comment se forme le noyau de la spermatide.

Chez l'*Ascaris megalocephala univalens*, il provient de la masse chromatique unique que reçoit chaque spermatide au moment de la deuxième division de maturation. Cette masse affecte d'abord la forme d'une larme batavique mais on la voit bientôt changer de forme, pendant que le centriole se divise en deux, comme nous le verrons plus loin, et devenir absolument sphérique. Elle occupe alors le milieu de la jeune spermatide. On voit bientôt apparaître tout autour la zone claire, dont les limites sont souvent assez précises. Cette zone est peu étendue mais se montre très pâle et très homogène dans les préparations, constituant autour du karyosome une sorte d'auréole régulière.

Chez *Ascaris megalocephala bivalens*, on voit les deux masses chromatiques prendre la forme de deux hémisphères et se fusionner pour constituer une masse sphérique unique mais d'un volume plus considérable

que chez univalens. Dans le spermatozoïde mûr il arrive fréquemment qu'on distingue à nouveau les deux hémisphères, comme Boveri l'avait constaté dès 1888.

O. Hertwig a observé que l'élément chromatique, le karyosome était capable de se déformer comme s'il était doué de mouvements amiboïdes, envoyant dans toutes les directions des sortes de petits pseudopodes. Ce phénomène a été revu par Tretjakoff. Peut-être est-il dû à une influence sur le karyosome de la division du centriole qui se produit à ce moment.

Montgomery (08) a constaté que les deux hémisphères qui forment le karyosome chez bivalens sont toujours légèrement inégaux. H. Marcus (06) a signalé un fait intéressant au point de vue de l'interprétation de la valeur réelle de chacun des hémisphères chez *Ascaris megalocephala*. Il a constaté que l'*Ascaris canis* présente dans sa spermatide une duplicité semblable, qu'il possède une sphère chromatique formée de deux hémisphères accollés. Or, le nombre somatique des chromosomes est 22; la spermatide contient donc onze chromosomes. Par suite un des hémisphères serait formé de cinq chromosomes et l'autre de six. Marcus en conclut que la présence de deux hémisphères chez l'*Ascaris* ne doit pas prouver nécessairement qu'on est en face de la variété b i v a l e n s et il se demande même si on ne peut trouver un karyosome formé de deux hémisphères chez m o n o v a l e n s.

Mais ceci mis à part, cette comparaison peut nous donner à réfléchir et nous permettre de penser que les chromosomes grands et peu nombreux que nous présentent les cellules génitales de l'*Ascaris megalocephala* ne sont peut-être pas aussi simples qu'on pourrait le supposer au premier abord. Je crois que ce sont des chromosomes complexes formés d'un assemblage de chromosomes plus petits, comparables à ceux que l'on trouve dans la lignée somatique et que les calculs de Marcus et de Brauer ont démontré être au nombre de 50 chez *Ascaris megalocephala* comme chez *Ascaris lumbricoïdes*. De plus, Marcus pense que les deux variétés de *megalocephala* ont le même nombre de chromosomes à deux états de condensation différents, très condensés chez *monovalens*, en deux masses chez *bivalens*.

On voit combien se complique l'interprétation des figures chromatiques chez l'*Ascaris megalocephala* et en particulier l'étude des phénomènes de réduction. On peut en conclure que malgré le petit nombre apparent de ses chromosomes, l'*Ascaris megalocephala* n'est point du tout un type schematique, comme on avait pu le supposer au début; sa spermatogénèse au contraire se présente comme aberrante et exceptionnelle à bien des points de vue.

J'ai découvert un fait qui vient certainement compliquer encore l'interprétation des phénomènes nucléaires dans la spermatogénèse de l'*Ascaris*.

Dans des spermatides assez avancées en développement, j'ai eu l'occasion d'observer un phénomène inattendu, c'est la division du noyau. Cette division s'effectue par un processus qui m'a paru amitotique; cependant j'ai remarqué dans cette division une formation énigmatique que correspond peut-être à une sorte de sphère en division. C'est un corps en fuseau dont la partie équatoriale est très claire tandis qu'aux deux pôles sa substance est très légèrement chromatique (figs. 70 et 71, pl. XVII). Ceci représente peut-être un centrosome qui jouerait un rôle dans cette sorte d'amitose. Je n'ai pu observer que deux fois une telle figure, mais j'ai vu des centaines de spermatides possédant deux noyaux distincts provenant de cette division et souvent très éloignés l'un de l'autre. Ainsi fréquemment un des noyaux occupe le centre du corps de la spermatide, tandis que l'autre occuperait la périphérie et pourrait même se trouver entraîné à l'extrémité de la formation que nous décrirons plus loin sous le nom de «lobe protoplasmique» (figs. 87 et 88, pl. XVII). Je nommerai respectivement ces deux noyaux: «noyau central» et «noyau périphérique». J'ai observé que la division une fois terminée, l'un des noyaux reste au centre de la spermatide, c'est le noyau central, tandis que le noyau périphérique est chassé vers la périphérie. Ce dernier a très généralement un volume un peu plus considérable que le noyau central et une forme un peu plus irrégulière. J'ai constaté que le noyau périphérique emporte avec lui la formation que nous avons considérée comme centrosomienne. C'est peut-être à cela qu'il doit son plus grand volume (figs. 71 et 78, pl. XVII).

J'ai souvent vu se produire une deuxième amitose dans le noyau périphérique, cette deuxième division donnant généralement deux produits inégaux, un des noyaux étant nettement plus gros que l'autre (figs. 75, 82, 83, 85, pl. XVII).

Il arrive fréquemment que le noyau périphérique soit expulsé de la spermatide, soit par suite d'un effet mécanique, car il se trouve très exposé, étant tout à fait à la surface de la spermatide, soit lorsqu'il est entraîné avec le lobe protoplasmique qui est rejeté comme nous le verrons plus loin. Dans le cas où le noyau se rendait dans cette partie que nous appelerons le «lobe protoplasmique», j'ai vu le noyau périphérique s'allonger, pendre une forme ovale, puis sortir peu à peu de la masse protoplasmique du lobe. Mais avant sa sortie complète, on le voit adhérer encore au plasma par un petit bouton uni au

corps du noyau par un filament ténu (figs. 87 et 88, pl. XVII). J'ai observé entre les spermatides un nombre immense de ces noyaux expulsés présentant un filament avec bouton terminal (figs. 90 *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, pl. XVII).

J'ai observé que lorsque le noyau périphérique se rend à la périphérie de la spermatide, extérieurement à la zone des sphérules, celui-ci s'aplatit notablement. Je l'ai vu pendre la forme d'un hémisphère très surbaissé pendant qu'apparaissait à sa surface et vers l'extérieur une sorte de vésicule hyaline comparable à la cornée d'un œil dont le noyau représenterait l'iris (figs. 80 et 81, pl. XVII).

Je pense que les formations entrevues dans les spermatides par Tretjakoff et décrites par lui sous le nom de «chromatoide Nebenkörper», revues depuis par Mayer (voir Mayer, fig. 61, pl. XVI) et par Marcus doivent correspondre à mon «noyau périphèrique» et si ces auteurs ont observé que cet élément n'était pas constant, cela est dû au phénomène de l'expulsion que j'ai découvert. Mes observations m'ont ainsi permis d'établir l'origine et la destinée de cette formation appelée corps chromatoïde par ces auteurs, mais à laquelle je préfère garder le nom de «noyau périphérique» car il s'agit là d'un véritable noyau issu de la division du noyau de la spermatide.

Scheben a découvert un élément constitutif du spermatozoïde qui avait jusque là échappé à l'attention des observateurs. Il l'a nommé «Spitzenstück». C'est une formation située à la pointe de la papille consistant suivant lui en une plaque circulaire un peu épaissie sur son bord périphérique et munie au centre d'une baguette prolongée à son extrémité distale par une sorte de bouton.

D'après Scheben le Spitzenstück naîtrait d'une formation sphéroïdale qui apparaît à la partie pointue du spermatozoïde vers la fin de son développement. A noter la grande ressemblance de la formation décrite par Scheben avec la vésicule hyaline que j'ai observée au contact du noyau périphérique (figs. 80 et 81, pl. XVII). A la base de cette vésicule claire, il voit apparaître une étroite plaque très colorable du milieu de laquelle se dresse un fil ténu terminé par une minuscule sphère également très chromatique. Scheben voit alors la plaque basale augmenter d'épaisseur et de colorabilité pendant que le filament et son bouton terminal augmentent aussi de volume de manière à atteindre la périphérie de la sphère. A ce moment la sphère dégénère et disparaît. Cet appareil est très colorable en noir par la méthode de Heidenhain, autant que le karyosome, et beaucoup plus que le corps réfringent.

Pour Scheben, nous avons affaire ici à un véritable acrosome qui aurait la même position et les mêmes fonctions que l'acrosome des

spermatozoïdes typiques. Il écrit: «Dafür spricht, abgesehen von seiner typischen Gestalt und seiner Lage am spitzen Ende des Samenkörpers, vor allem seine Entwicklung, die, soweit bekannt, in dem wesentlichen Punkte mit der andrer typischer Acrosome übereinstimmt, ferner auch die Art des Eindringens der Spermatozoen in das Ei, die ich später beschreiben werde, dem spitzen Ende in den von mir als «Nährzellen» angesprochenen Uterusepithelzellen, kurz, dieselben Verhältnisse, wie sie bei typischen Spermatozoen schon länger genauer bekannt sind».

A. Mayer a revu ce Spitzenstück, mais n'a pu le trouver qu'isolément. Il a aperçu dans le corps réfringent des vacuoles claires à centre foncé et se demande si cela fait partie du Spitzenstück. Je crois qu'il s'agit là d'un simple phénomène de dégénérescence du corps réfringent.

Scheben prétend que le Spitzenstück jouerait un rôle important dans la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf, c'est-à-dire serait un véritable perforatorium. On voit l'importance de ce fait pour l'interprétation et l'orientation du spermatozoïde de l'*Ascaris*. Mais les figures de Scheben (25, 26, 27, pl. XVII) sont peu convaincantes. On y voit un spermatozoïde piqué par son prétendu acrosome dans la membrane vitelline de l'œuf, un autre dans une position qui n'est guère démonstrative sur un œuf déjà pourvu d'une épaisse membrane etc. De plus Scheben prétend que c'est par le Spitzenstück que les spermatozoïdes se fixeraient sur les »Nährzellen« de l'utérus.

Or, le témoignage de la plupart des auteurs prouve que le spermatozoïde penètre toujours par sa partie élargie, par sa couronne. Van Beneden en a donné d'excellentes figures et tous les autres auteurs, y compris moi-même, ont vu les spermatozoïdes se fixer par cette même partie sur les cellules de l'utérus.

Je dois ajouter ici que le Spitzenstück, de mon avis et de celui de tous ceux qui l'ont observé, est une formation qui est loin d'être constante. Il est probable qu'un spermatozoïde dépourvu de Spitzenstück est cependant apte à la fécondation.

Comment devenons-nous interpréter ce curieux élément découvert par Scheben? Pour moi, le Spitzenstück n'est point un acrosome, ce serait plutôt une formation centrosomienne et peut-être quelque chose de plus intéressant encore.

Notons d'abord ce fait que le Spitzenstück de Scheben n'est pas une formation constante, notons de plus que A. Mayer, employant sans doute des fixateurs plus fidèles, l'a vu affectant une forme légèrement différente de celle que figure Scheben (Mayer, fig. 48, pl. XVI). Je

l'ai vu moi-même se présentant fréquemment sous la forme d'une masse chromatique coiffant la pointe du corps réfringent et dans un seul cas, j'ai pu voir le filament et le bouton terminal. Mais dans les cas où j'ai pu l'observer, comme dans ceux observés par Mayer (Mayer, figs. 47, 48, 51, pl. XVI) cet élément présentait une telle ressemblance avec mon noyau périphérique que je ne puis douter que le Spitzenstück de Scheben ne représente ce noyau. De plus Mayer, dans ses excellentes observations sur le spermatozoïde, a vu dans certains cas un corps chromatoïde dans la couronne du spermatozoïde (Mayer, figs. 52, 53, pl. XVI). Celui-ci représente certainement mon noyau périphérique qui n'est point venu se placer au sommet du corps réfringent.

Nous pouvons nous demander alors ce que représente cette division du noyau de la spermatide que j'ai découverte. Au premier abord, on serait tenté de dire qu'il s'agit là d'une expulsion de trophochromatine comparable à celle que Goldschmidt a décrite dans les cellules somatiques de l'*Ascaris*. En réalité, il s'agit, à mon avis, d'une véritable division, mais très particulière. Comme nous le verrons plus loin, le noyau de la spermatide contient le centrosome. C'est sans doute à la présence du centrosome dans le noyau qu'il faut attribuer l'aspect étrange de la division de ce noyau que j'ai le premier observée et qui est sans doute une sorte d'amitose par clivage. Or j'ai constaté qu'à la fin de la division le noyau périphérique emportait avec lui cet élément en fuseau qui représente probablement le centrosome divisé. C'est à sa présence que le noyau périphérique doit son volume plus considérable. J'ai même observé une fois un noyau périphérique qui semblait presque exclusivement constitué par cette sorte de centrosome (fig. 78, pl. XVII).

Quelle est donc l'interprétation que nous devons donner du noyau périphérique, puisque c'est lui que constitue la formation que Scheben a prise pour un acrosome? Des faits énoncés plus haut, il résulte que le noyau périphérique est un noyau provenant de la division du noyau de la spermatide et emportant avec lui le centrosome, c'est-à-dire la chromatine dynamique. C'est lui qui constitue la formation décrite par Scheben sous le nom de Spitzen-stück. Nous en avons une preuve dans son aspect, qui est le même que celui du noyau périphérique; de plus nous avons vu que Scheben fait précéder son Spitzenstück d'une vésicule claire absolument comparable à celle que j'ai vu se former dans la spermatide lorsque le noyau périphérique gagnait la surface.

Le Spitzenstück n'est donc pas un acrosome, ce n'est pas non plus à proprement parler un centrosome, c'est quelque chose de plus curieux, un noyau contenant un centrosome, ce qui explique la présence du filament ténu, sorte de corps bâtonoide et du bouton terminal. C'est pourquoi je propose de remplacer le mot de Spitzenstück, d'acrosome, par celui de noyau périphérique à cause de son origine ou de noyau centrosomien ou nucléocentrosome à cause de sa nature.

Chez les Décapodes on retrouve des phénomènes assez analogues et le centrosome qui a une structure très compliquée est en rélation avec la capsule. Or nous avons vu plus haut que le corps réfringent des Nématodes peut être considéré comme l'homologue de la capsule. Cette homologie me semble une preuve de plus en faveur de mon interprétation et me permet d'affirmer que le Spitzenstück de Scheben n'est pas un acrosome. D'ailleurs, Mayer, frappé de cette homologie, avait proposé de donner au Spitzenstück, le nom de Mittelstück. Ayant découvert la genèse de cet élément, je puis conclure avec plus de certitude encore: le Spitzenstück représente une formation centrosomienne assez spéciale qui est l'homologue de la pièce intermédiaire des spermatozoïdes typiques.

Le centrosome.

Presque tous les auteurs sont d'accord pour donner chez l'*Ascaris* au centrosome une origine nucléaire.

Van Beneden et Julin ont vu les centrosomes en contact avec la membrane du noyau des spermatocytes aux deux pôles opposés, mais ils n'émettent point d'hypothèse sur leur origine. A. Brauer, par des recherches et des figures tout à fait dignes de foi, a montré l'origine nucléaire du centrosome chez *Ascaris megalocephala univalens.* Les découvertes de Brauer ont été acceptées, mais non confirmées par tous les auteurs qui l'ont suivi, jusqu'au jour où Tretjakoff a publié son mémoire sur la spermatogénèse de l'*Ascaris*, recherches dans lesquelles il nie absolument l'existence du centrosome dans le noyau des spermatocytes. Mais il avoue avoir vu dans le noyau des granules noirs, entourés d'un amas de particules achromatiques, qui forment un aster régulier ou déformé dans une certaine direction. Cet amas est placé à une certaine distance de la membrane nucléaire et rappelle, dit-il, beaucoup par son aspect le centrosome qui apparaîtra plus tard dans le protoplasme, ce qui fait que A. Brauer l'a pris pour celui-ci.

Quant au sort de cet amas nucléolaire, Tretjakoff le voit disparaître au moment de la division. Je crois que nous ne devons pas attribuer une grande confiance à l'opinion de Tretjakoff. Quoi qu'il en dise, les recherches de Brauer sont excellentes, très méticuleuses et très prudentes et nous ne pouvons le suspecter d'avoir jugé à priori; au reste il avoue lui-même: »Mein Erstaunen war groß, als mir das erste Tier von *univalens* die Centrosome im Kerne, nicht außerhalb derselben zeigte«.

Brauer voit apparaître avec certitude le centrosome dans le noyau des spermatocytes dont la tétrade vient de s'achever. Ce centrosome a la forme d'un globe dont la périphérie est dentelée, contenant en son centre un granule colorable. Il dépasse de beaucoup en grosseur le nucléole. Brauer voit alors le granule central se diviser, ainsi que la sphère qui l'enveloppe, par une sorte d'amitose et les filaments astériens des centrosomes ainsi produits se fixer à la tétrade. Par une lacune de la membrane nucléaire, ils sortent au dehors et constituent le fuseau de la première mitose de maturation. Tous ces processus ont été décrits et étudiés par Brauer dans leurs moindres détails, et illustrés de figures irréprochables.

Marcus fut amené par ses observations sur l'*Ascaris canis* à admettre l'opinion de Brauer. Pour avoir plus de certitude, il remplaça dans sa recherche du centrosome la méthode au fer de Heidenhain par l'hématoxyline Delafield. Il a assisté à tous les processus de formation et de développement du centrosome, vu la sphère de linine s'épaissir peu à peu et se munir de filaments astériens. Il a vu parfois la division de ce centrosome dans le noyau. Le centrosome s'appliquerait alors contre la membrane nucléaire pendant qu'apparaîtrait dans le plasma un rayonnement très net. De plus, Marcus a montré que le grain noir qu'on aperçoit parfois dans le plasma de la spermatogonie n'est pas autre chose qu'une coupe transversale d'un filament du rachis qui se rend dans la cellule, coupe que Tretjakoff aurait prise pour la première ébauche de son centriole.

Les recherches de A. Mayer (08) ont apporté une nouvelle confirmation aux découvertes de Brauer. Il a montré de plus qu'il faut juger avec grande prudence certains granules entourés de rayons. Chez l'*Ascaris*, on a très facilement la différenciation de filaments astériens autour de certains granules chromatiques. Je crois qu'on peut adopter sans hésitation l'opinion de Brauer appuyée par celle de Marcus et de Mayer, tout en remarquant que la facilité avec laquelle se produisent les centrosomes pourrait bien avoir un rapport avec ce fait signalé par certains auteurs, et en particulier par Carnoy, d'après lesquels dans

beaucoup de mitoses chez l'*Ascaris megalocephala* le centrosome disparaîtrait et il s'en formerait un nouveau pour la mitose suivante.

Voyons maintenant quel est le sort du centrosome du spermatocyte à l'intérieur de la spermatide. CARNOY, VON ERLANGER et la plupart des auteurs sont d'accord pour affirmer qu'après la deuxième mitose de maturation le centrosome disparaît aux yeux de l'observateur. BRAUER suppose que le centrosome, né dans le noyau y retourne lorsqu'il a accompli sa fonction: »Ich glaube an ein freies Fortbestehen desselben im Kern in Form und Größe des Centralkorns«. C'est aussi l'avis de O. HERTWIG.

MARCUS chez *Ascaris canis* a vu, au moment de la télophase, le centrosome entouré par les chromosomes, et il lui paraît vraisemblable qu'il soit réinclus dans le noyau quand les chromosomes se condensent en une masse unique. Il suppose que la vacuole qu'il a aperçue quelquefois comme VAN BENEDEN dans le noyau compact pourrait représenter le centrosome. Il admet cependant que cela pourrait être une vacuole ordinaire.

TRETJAKOFF a suivi plus loin le sort du centrosome, car il a observé une division renouvelée du grain central. Il voit les centrioles s'écarter l'un de l'autre, l'un restant près du noyau, tandis que l'autre va à la périphérie (figs. 101, 102, 103 de sa pl. XXIII).

A. MAYER qui a aussi suivi le phénomène, n'a pas observé cet écartement des deux centrosomes. Il a vu la ligne de jonction des deux centrosomes, d'abord disposée tangentiellement par rapport au noyau, tourner de 90°; si bien que l'on peut considérer un centrosome proximal et un centrosome distal. Il voit ensuite les deux centrosomes venir dans le noyau qui est à ce stade une vésicule claire contenant en son centre la chromatine. Tandis que le chromosome distal reste distinctement visible près de la périphérie de la vésicule nucléaire, le granule proximal échappe à l'observation. En même temps, on aperçoit un filament ténu qui s'étend de la chromatine au centrosome périphérique. Il considère ce filament comme formé du centrosome proximal bien qu'il puisse être également un prolongement du centrosome distal. Cette division du centrosome, comme le fait remarquer TRETJAKOFF, rapproche les spermatides de l'*Ascaris megalocephala* des spermatides des autres animaux.

J'ai revu les phénomènes décrits par MAYER et je puis confirmer ses observations. Je crois que le filament d'union, le corps bâtonoïde est produit à parties égales par les deux centrioles; car j'ai vu les deux centrioles très nets unis par ce filament et visibles tous les deux très distinctement dans la zone homogène périnucléaire. A. MAYER a aperçu

aussi une formation qui a pour lui un grand intérêt morphologique, c'est un petit filament prolongeant le centriole distal. Mais il n'a aperçu ce filament qu'une seule fois (A. Mayer, Fig. 16, pl. XV). Il rapproche son observation de celle de Scheben qui a vu un filament analogue, qu'il considère comme le filament axile du spermatozoïde. Plus tard le centrosome disparaît complètement dans le noyau. Je crois avoir revu, au moins une fois, le filament signalé par A. Mayer, dans des préparations colorées par la méthode de Heidenhain avec précoloration au vert lumière. Il faisait, comme celui observé par Mayer, un petit angle avec le filament de jonction des centrioles (fig. 68, pl. XVI). Mais je dois avouer ici qu'une erreur est très facile à commettre, car on peut facilement prendre la projection de l'intersection de deux sphérules pour une petite ligne, pour un petit filament, d'autant plus qu'il s'agit là de formations extrêmement ténues. Mais ce que je puis affirmer, c'est avoir constaté que le centriole, après s'être divisé, penétrait dans le karyosome dont il allait occuper un des pôles. En effet, étudiant avec soin ce karyosome, j'ai vu qu'à un certain stade il n'est plus parfaitement sphérique, mais devient légèrement ellipsoïdal. J'ai aperçu, au moyen d'une assez forte différenciation à l'alun de fer, une zone un peu plus claire dans le karyosome à l'un des pôles, et j'ai constaté que cette zone est occupée par un granule très petit qui est sans doute le centriole.

A un stade plus avancé de l'évolution, on a la division du noyau que j'ai décrite plus haut, où le centrosome joue un rôle particulier. Il est probable que le stade à karyosome ellipsoïdal avec centriole n'est que la préparation à cette division, une sorte de prophase. (figs. 67 et 69e, pl. XVI).

Nous avons vu comment, à la fin de la division, le noyau périphérique emporte avec lui le centrosome pour aller constituer la pièce intermédiaire du spermatozoïde.

Nous voyons combien l'évolution du centrosome dans la spermatide est intéressante à suivre. Les études de Mayer ont contribué à faire connaître la première partie de cette évolution, jusqu'au moment où le centrosome s'unit à la masse du karyosome, j'espère pour ma part avoir jeté un peu de lumière sur la deuxième partie de cette évolution, c'est-à-dire sur le sort du centrosome jusqu'à la constitution de la pièce intermédiaire.

Cytoplasme et formations cytoplasmiques.

Occupons-nous d'abord du c y t o p h o r e. Cet élément a été découvert par Munk en 1858 et étudié après lui par van Beneden et Julin

qui lui ont donné son nom, lequel n'est pas d'ailleurs des mieux choisis. Ces deux derniers auteurs ont vu les spermatides immédiatement après la deuxième division de maturation, unies encore par les traces des filaments. Ces traces incurvées, partant du noyau, sont dirigées vers la périphérie et délimitent un secteur du corps cellulaire qui se fait remarquer par une plus grande transparence. Les quatre spermatides sont accollées entre elles par la partie de leur surface qui répond à ce secteur. Ils ont vu cette partie bordée d'une mince bande d'une substance particulière, se colorant en rose par le carmin. Cette bande s'épaissit rapidement; elle devient plus saillante et constitue bientôt un disque aplati, vivement coloré en rouge, que VAN BENEDEN appelle la portion cytophorale du spermatocyte. Les quatre portions cytophorales de la spermatogemme forment une croix et les disques cytophoraux sont unis entre eux par un ciment hyalin. Leur avidité pour le carmin s'accuse de plus en plus, et leur forme devient arrondie; dans la plupart des cas ils sont bilobés. «La substance du cytophore est un produit expulsé par les spermatocytes . . . c'est la substance interfibrillaire qui est rejetée à l'extérieur et qui en s'accumulant à l'extérieur de la cellule, suivant la surface d'adhésion des spermatocytes (spermatides), donne lieu à un corps discoïde d'abord, globuleux ensuite. La formation du cytophore n'a rien de commun avec une division cellulaire, la chromatine nucléaire n'intervient pas dans la formation de cet élément; mais il nous paraît probable que cette substance dérive des segments chromatiques du noyau de la spermatogonie, et qu'elle a pour origine les vacuoles claires que nous avons vu apparaître dans le bâtonnet chromatique, antérieurement à sa segmentation . . .».

O. HERTWIG (90) a revu cette formation appelée «cytophore» ou «porteur de cellules séminales» par VAN BENEDEN. Il a observé que chaque spermatide rejette à la surface qui regarde le centre du tétraèdre une substance homogène qui forme d'abord un disque mince, colorable en rose au carmin boracique et qui se distingue nettement de la partie du corps cellulaire remplie de sphérules vitellines. Ensuite le disque s'épaissit, se détache encore plus nettement de la cellule séminale sphérique et prend la forme d'un cône court dont la base évidée supporte le corps séminal pendant que la pointe est dirigée vers le milieu du quadrilatère. Pour HERTWIG la formation de ce porteur de cellules séminales est un phénomène peu important et qui correspond à la formation du rachis.

TRETJAKOFF a pu observer in vivo entre les quatre spermatides résultant de la division une substance visqueuse, transparente et homo-

gène. La sécrétion qui va former le c y t o p h o r e apparaît sous forme d'une bande en faucille à la surface de la cellule et se compose d'une masse homogène se colorant en jaune foncé par l'hématoxyline. La bande apparaît soudain dans toute sa longueur dépassant de beaucoup les dimensions des restes du fuseau ce qui indique que le c y t o p h o r e ne dérive pas de ces restes.

Tretjakoff admet l'opinion de van Beneden pour lequel c'est un produit de sécrétion provenant de la substance protoplasmique interfibrillaire.

Munk pense que c'est la spermatide elle-même qui sécrète la substance visqueuse du c y t o p h o r e. R. von Erlanger conçoit au contraire celui-ci comme le reste du fuseau des spermatocytes persistant après la division et qui serait expulsé.

Il est probable, comme l'ont montré Tretjakoff, Marcus, Mayer etc. que le c y t o p h o r e rejeté constitue ce qu'Hertwig a appelé les «Zwischenkörperchen», et qu'il considérait comme des cellules abortives de la lignée séminale. Ces corpuscules intermédiaires qui se présentent comme deux hémisphères accollés deviennent, comme je l'ai constaté, très chromatiques en dégénérant; je les ai vus se colorer en noir par l'hématoxyline de Heidenhain et en violet par la méthode de Mann (fig. 25, pl. XV). Comme l'a très bien vu van Beneden les cytophores dégénérés sont phagocytés par les cellules épithéliales du canal déférent.

J'ai revu le c y t o p h o r e de van Beneden, que A. Schneider et Nussbaum n'ont point aperçu, mais j'ai rencontré plus fréquemment des figures doubles que des formations cruciales. Le cytophore présente d'abord une forme cônique et un aspect gélatineux.

Complètement developpé, il se montre, ainsi que l'a très exactement figuré Tretjakoff, comme un disque assez fortement colorable par les colorants nucléaires. J'ai constaté qu'il présentait rapidement une dégénérescence vacuolaire. Lorsqu'il est expulsé, le cytophore présente fréquemment un centre creux dans lequel j'ai quelquefois trouvé un grain fortement colorable par l'hématoxyline de Heidenhain (fig. 25 d, pl. XV). Cette vacuolisation et la présence de ce grain chromatique me semblent permettre de le comparer à l'i d i o z o m e qui, chez beaucoup d'animaux, comme l'a décrit Duesberg par exemple chez le Rat, prend une structure analogue. Mais je ne crois pas qu'il soit possible de pousser plus loin le rapprochement; car chez l'*Ascaris* il n'a point été décrit d'i d i o z o m e, à moins que le c y t o p h o r e ne représente un i d i o z o m e expulsé très tôt par la spermatide.

Pour moi il y a dans le fait du r e j e t d u c y t o p h o r e un phénomène d'é p u r a t i o n p r o t o p l a s m i q u e comparable à celui

qui a été décrit par Benda (91), qui voit le reste de l'idiozome qu'il nomme archiplasma s'éliminer avec le protoplasme. Je crois qu'il se passe ici un phénomène tout à fait comparable.

Tretjakoff a observé que, à un moment donné, la spermatide, qui est prête à être transportée dans l'utérus et qui a alors des sphérules volumineuses, prend un aspect pyriforme et pousse une sorte de prolongement qui correspond pour lui à la tête et en particulier à la calotte hémisphérique, c'est ce qu'il a appelé le «Kopffortsatz» et ce qu'on voit dans sa figure 60 (pl. XXIII). Le noyau est situé à la limite entre la tête et le reste du corps. Le corps est recouvert d'une carapace formée de granulations unies par des ponts de même substance.

Tretjakoff, en appelant ce prolongement «Kopffortsatz», que l'on peut traduire par lobe céphalique a nettement vu qu'il ne s'agissait plus là d'une sécrétion mais bien d'un lobe protoplasmique, dans lequel il pensait que devait s'engager le noyau pour constituer la couronne.

Ce lobe a été revu par Scheben qui l'interprète tout autrement. Il voit en lui une poussée de ce qu'il considère comme le noyau (et qui est le cytoplasme) s'avançant par effraction entre les sphérules périphériques et qu'il régarde comme devant donner le corps réfringent. Donc, pour l'un cette poussée doit donner la couronne, et pour l'autre le corps réfringent et la papille, ce qui représente deux orientations inverses.

A. Mayer ne figure point le lobe avec autant de précision, mais il semble avoir une opinion assez semblable à celle de Tretjakoff, lorsqu'il parle de la migration du noyau en avant, ce qu'il représente dans ses figures 24 et 25 (pl. XV).

Marcus a figuré le lobe avec plus de netteté; il montre chez *Ascaris canis* les globules de vitellus s'assemblant à un pôle qu'ils entourent en demi-sphère tandis que l'autre pôle reste libre, sous forme d'un prolongement protoplasmique, dans lequel il voit se rendre le noyau et qui est destiné pour lui à donner la couronne du spermatozoïde mûr (Marcus, fig. 23, pl. XXIX).

Or j'ai revu des centaines de fois le Kopffortsatz de Tretjakoff et je m'étonne que Mayer ne donne point de figure ressemblant aux figures 8 et 9 de Scheben ou 21 et 22 de Marcus (pl. XXIX *Ascaris canis*); car ces figures correspondent à des stades très réels, très fréquents, très visibles, puisque Tretjakoff, Scheben et surtout Marcus les ont parfaitement aperçus. Ce dernier surtout les a fort bien figurés. Mais, à mon avis, aucun de ces auteurs n'en a compris la véritable signification.

Voici ce que j'ai observé: A un stade où les granulations ont commencé à grossir très fortement par fusionnement, on voit se produire entre les sphérules réfringentes une effraction qui donne issue à un lobe protoplasmique formé d'un plasma très finement granuleux. Ce lobe, qui a commencé par avoir la forme d'un petit cône pointu ou d'un croissant, grandit peu à peu, s'allonge et s'élargit de manière à atteindre un volume au moins deux fois plus grand que la partie du corps recouverte de sphérules (figs. 30 à 37, pl. XV). Ce protoplasma est homogène et muni de fines granulations. Je n'ai rencontré qu'exceptionnellement (figs. 84, 85, 86, pl. XVII) un noyau dans ce lobe ou à sa limite; le noyau central occupait toujours sa place normale au milieu du corps délimité par la carapace de sphérules.

Lorsque le lobe protoplasmique a pris un développement suffisant (figs. 37, 38, 39, pl. XV) on le voit dégénérer et disparaître. Le plus souvent sa substance se pédiculise et est rejetée, constituant des sortes de sphères, des corpuscules résiduels (figs. 40 et 41 *a*, *b*, *c*, pl. XV). Après ce rejet on a une spermatide assez aplatie, à peu près hémisphérique qui a l'aspect d'une coupe, formée extérieurement par des sphérules réfringentes qui font défaut dans la partie qu'occupait le lobe. L'intérieur de la coupe est rempli par un plasma très granuleux contenant le noyau qui est protégé de tous côtés, sauf à la partie supérieure aplatie et dépourvue de sphérules. C'est par là que pourra s'effectuer le mouvement de migration de ce noyau central pendant les derniers stades de la formation du spermatozoïde.

J'interprète la formation du lobe de même que la formation du cytophore comme des phénomènes d'expulsion cytoplasmiques, comme des sortes de réductions plasmatiques. Je crois que je suis le premier à considérer chez l'*Ascaris megalocephala* le prétendu lobe céphalique, qui n'a d'ailleurs, chose curieuse, en égard à ses dimensions qui atteignent souvent deux fois celle du reste du corps de la spermatide, été vu que par deux ou trois auteurs, non plus comme une poussée protoplasmique destinée à donner, soit la couronne, soit la papille du spermatozoïde mûr, mais comme un phénomène d'expulsion de substance cytoplasmique, de réduction plasmatique, tel qu'on en trouve dans d'autres spermatogénèses.

Ch. Struckmann (05) a décrit des phénomènes comparables chez *Strongylus filaria*. Il voit les spermatides, qui sont chez ce nématode dépourvues de la carapace de sphérules, mais possèdent cependant des granules vitellins, s'étirer et à la pointe expulser une certaine quantité de plasma homogène qui disparaît. Sur le côté s'établit ensuite une

deuxième expulsion qui finit par égaler en grosseur le corps de la spermatide.

Struckmann a excellement décrit et figuré ces phénomènes. Pour lui on a affaire ici à une substance nutritive épanchée, car ces masses restent attachées à la spermatide jusqu'à ce qu'elles soient entièrement vacuolisées et par conséquent consommées. Je ne puis accepter cette explication; il s'agit ici pour moi d'une véritable épuration cytoplasmique et non pas d'une sorte de consommation, et la vacuolisation n'est qu'un phénomène de dégénérescence.

Des rejets d'éléments protoplasmiques comparables ont été décrits par Field chez les spermatides des Echinodermes: «Soon after the mitotic division of a spermatocyte in two spermatids, the cytoplasm of the spermatid begins to form a bulging, which increases into a large projection like an enormous blunt pseudopodium». Le volume de cette masse rejetée atteint et même dépasse le volume de la spermatide et le rejet peut se faire d'un seul coup ou en deux fois.

Meves (99) a décrit des phénomènes semblables chez le Cobaye où la masse rejetée est supérieure au volume du corps des spermatozoïdes. Il en est de même chez l'*Ascaris*.

Von Korff (02) chez *Phalangista*, A. et K. E. Schreiner (08) chez *Myxine*, Broman (07) chez *Rana*, von Ebner (88) et Duesberg (08) chez le Rat ont signalé des phénomènes tout a fait comparables. Avant ces deux derniers auteurs, Brown, en 1885, avait constaté chez le Rat l'existence de corpuscules résiduels qu'il supposa provenir d'une expulsion cytoplasmique de la part des spermatides; cependant il n'avait pu constater celle-ci. Ces corps résiduels ont été revus par von Ebner (88) et par Regaud (01). Ces auteurs ont décrit des sphérules graisseuses et des granules chromatiques dans ces corpuscules résiduels.

Or chez *Ascaris megalocephala* j'ai revu des corpuscules résiduels absolument comparables à ceux des Mammifères. Dans ces corpuscules, j'ai observé des granulations rondes réunies par petits groupes. Ces granulations, très colorables par la safranine et surtout l'hématoxyline de Heidenhain, sont pour moi les homologues des «tingierbare Körner» de von Ebner (fig. 40, pl. XV).

Meves (99) les a retrouvées chez le Cobaye, von Korff chez les Marsupiaux et Duesberg chez le Rat.

Mais ce qui est plus intéressant, c'est que des phénomènes semblables d'expulsion cytoplasmique ont été découverts dans des groupes pourvus comme les Nématodes de spermatozoïdes atypiques. Vejdovsky

a vu, entre les spermatides des Turbellariés, des sphères protoplasmiques sans noyau, formées d'une substance finement grenue. J'ai revu les mêmes sphères plasmatiques chez *Ascaris megalocephala* et j'ai vu dans certain cas le lobe se pédiculiser et constituer une sphère qui n'était plus réunie au corps de la spermatide que par un col étroit (fig. 38, pl. XV). Bösenberg chez les Aranéides a vu des faits très analogues.

Je crois que ces phénomènes que j'ai nommés phénomènes de réduction cytoplasmique loin d'être rares sont extrêmement fréquentes dans les spermatogénèses; peut-être sont ils absolument généraux. C'est par ce moyen que, de la spermatide qui a souvent une taille notable, on arrive au spermatozoïde qui est en général de très petite taille. Chez l'*Ascaris*, j'ai constaté que de la jeune spermatide au spermatozoïde mûr, la diminution de la taille est au moins de moitié. On ne peut expliquer autrement que par la réduction plasmatique cette diminution de volume. Je suis sûr que lorsqu'on aura étudié avec soin toutes les spermiogénèses, on se rendra compte que le phénomène de l'épuration et de la réduction cytoplasmique est absolument général et constant.

Quel est le sort des corpuscules résiduels? Je crois qu'ils finissent comme ceux qui proviennent du cytophore par être phagocytés par les cellules de la paroi du canal déférent. Von Ebner (88) et Regaud (01) ont constaté chez le Rat que les corpuscules résiduels étaient phagocytés par les cellules de Sertoli, fait intéressant qui rapprocherait les cellules à villosités du tube testiculaire de l'*Ascaris* des cellules de Sertoli, dont elles se rapprochent déjà par l'aspect du noyau et les phénomènes d'amitose ou de pseudoamitose qui s'y passent.

Cette réduction protoplasmique que je crois être le premier à décrire chez *Ascaris megalocephala* a pour moi une très grande importance. Elle est nécessaire pour amener la diminution de la taille du spermatozoïde, tendance qu'on retrouve dans la spermatogénèse de la plupart des êtres vivants. De plus, je la considère comme très importante, en ce qu'elle détermine la polarité de la spermatide. En effet, au point où le lobe protoplasmique s'échappe par effraction de la carapace des sphérules, subsistera une région aplatie et même légèrement concave où les sphérules sont absentes (figs. 42, 43, pl. XV). C'est en ce point que se formera la couronne du spermatozoïde comme nous le verrons dans le tableau d'ensemble de l'évolution de la spermatide.

En somme, pour moi la spermatide éprouve deux réductions cytoplasmiques successives: la première représentée par

l'expulsion du cytophore qui forme les «Zwischenkörperchen», la deuxième par l'expulsion du lobe céphalique qui constitue les éléments que j'ai découverts et nommés corpuscules résiduels.

Le plasma de la spermatide et du spermatozoïde sont susceptibles, à certains moments et dans certaines limites, de mouvements amiboïdes.

Lorsque la spermatide a expulsé son cytophore, il se manifeste en elle une grande activité par la formation de prolongements amiboïdes dans son noyau, vus par Hertwig et Tretjakoff. Elle peut présenter aussi de petits pseudopodes cytoplasmiques, aperçus par Tretjakoff, qui les a nommés «sichelartige Ränder». J'ai revu ces sortes de petits pseudopodes mais ils m'ont paru un peu plus allongés que ne les a figurés Tretjakoff dans ses figs. 52 et 54, pl. XXIII. J'ai constaté que ces pseudopodes sont colorables en pourpre par la fuchsine acide.

Mais les mouvements amiboïdes sont beaucoup plus nets et plus importants dans le spermatozoïde mûr.

Van Beneden eut l'idée que les spermatozoïdes de l'*Ascaris* étaient doués de mouvements amiboïdes: «La présence d'une foule de spermatozoïdes à têtes irrégulières démontre clairement la plasticité de la substance granuleuse de l'hémisphère céphalique. Il n'est pas possible de douter que cette substance ne soit capable de changer activement de forme et de se mouvoir comme le font les amibes». Lorsque la couronne du zoosperme s'étirait, il la vit apparaître formée de filaments moniliformes de tous points comparables aux fibrilles des muscles striés.

Ant. Schneider observa chez les Nématodes libres l'amiboïsme des spermatozoïdes, plus facile à observer que chez l'*Ascaris megalocephala*, parasite d'un animal à sang chaud.

Marcus observant des spermatozoïdes d'*Ascaris lumbricoïdes* sur la platine chauffante dans le sérum artificiel vit la formation de pseudopodes assez grêles. Mayer n'a pu obtenir ces pseudopodes et pense que dans les expériences de Marcus, si on se base sur ce qu'a observé Koltzoff chez les Décapodes, les pseudopodes seraient produits par un effet de la concentration de la solution saline.

Je crois que nous devons adopter l'ancienne opinion qui admet une sorte de mouvement amiboïde, constitué par une extension et une lente retraction du corps cellulaire. Les mouvements sont faibles et limités. Le cytoplasme de la couronne, qui est nu et sans membrane, peut ainsi se déformer et s'unir au plasma des cellules à villosités de l'utérus.

Le corps réfringent du spermatozoïde peut dans ces mouvements amiboïdes subir des déformations. On le voit par exemple s'allonger

énormément dans les sillons lorsque le zoosperme est serré entre les cellules de l'épithélium. Dans les carrefours entre plusieurs cellules on peut les voir prendre une forme triangulaire ou polygonale (figs. 1, 2, 18, pl. XIV).

L'amiboïsme du spermatozoïde doit certainement jouer un rôle important dans la copulation avec l'œuf. Pour moi le perforatorium absent est remplacé par une adaptation à l'accollement sur la surface de l'œuf, le corps réfringent jouant le rôle de masse inerte, de point fixe dans les mouvements de pénétration, si même il n'a pas un rôle plus actif, comparable à celui de la capsule des Décapodes. La traction des pseudopodes remplacerait ici la perforation produite par l'acrosome.

Le spermatozoïde mûr — son orientation.

C'est Carnoy qui étudia le premier en 1883 la structure cytologique du spermatozoïde de l'*Ascaris*. Il a vu le protoplasme présenter une très nette structure réticulaire surtout dans la partie qu'il a appelée couronne. Il a vu la partie centrale du zoosperme occupée par une masse hyaline et réfringente, le corps réfringent.

Van Beneden, la même année, étudia cette structure. Il vit dans le cytoplasme deux systèmes de stries très fines, les unes longitudinales, les autres transversales et au point d'entrecroisement de petits renflements nodaux. Le protoplasme reste donc constitué pour lui de fibrilles anastomosées et d'une substance interfibrillaire. Il distingue dans la couronne une couche périnucléaire finement ponctuée et souvent peu distincte et une couche corticale à structure treillissée.

Cette structure existe; elle est très facile à vérifier et qu'on l'interprète comme réticulaire à la manière de Carnoy ou alvéolaire à la manière de von Erlanger, il n'y a aucun doute que le protoplasma de la couronne apparaît constitué par un réseau très net.

Van Beneden décrit la partie pointue qu'il a nommée papille, comme recouverte d'une membrane. Le fait est inexact; il n'existe jamais aucune membrane en aucun point de la surface du spermatozoïde dont le protoplasme est toujours nu.

Boveri en 1888 n'aperçoit pas de réseau dans le cytoplasme du spermatozoïde. Il voit seulement des granules ou des sphérules alignés avec ordre radialement ou concentriquement dans la couronne: s'il n'a point vu de réseau, cela doit être dû à l'influence des fixateurs qu'il emploie.

Le spermatozoïde mûr (figs. 6, 7, 8, pl. XIV; figs. 60 à 63, pl. XVI) apparaît à l'observateur comme un élément sphéroconique pourvu d'un corps réfringent, ayant l'aspect d'un cône brillant, dont la base

est légèrement concave et supporte un petit noyau sphérique très chromatique. Ce noyau est entouré d'une masse hémisphérique de cytoplasme qui constitue la couronne, et dont les mailles contiennent de nombreuses granulations qui représentent sans doute le corps mitochondrial. Dans la partie conique du spermatozoïde, le corps réfringent n'est recouvert que par une très mince couche de protoplasme dépourvu de membrane et à la pointe de la papille on voit une masse de protoplasme un peu plus abondante où j'ai trouvé parfois la masse chromatique représentant le noyau périphérique, masse chromatique que SCHEBEN a interprétée à tort comme un acrosome (figs. 93 et 94, pl. XVII). Cet auteur a décrit chez l'*Ascaris megalocephala* des spermatozoïdes géants correspondant à des spermatides géantes. A. MAYER combat cette dénomination de «spermatozoïdes géants», car ces spermatozoïdes se rencontrent exclusivement chez certains mâles; c'est-à-dire que pour lui il ne s'agit pas là d'une double spermatogénèse, mais seulement de différences individuelles. MAYER a vu en outre entre les cellules épithéliales des spermatozoïdes de taille encore plus grande, qu'il considère comme des formations hypertrophiques. Pour moi le gigantisme de ces spermatozoïdes est provoqué exclusivement par la présence de corps réfringents plus ou moins gros. D'après mes observations, il n'existe pas deux spermatozoïdes dont le corps réfringent ait rigoureusement le même volume. Cela tient au mode de génèse de cet organe, car les sphérules peuvent être plus ou moins nombreuses. De plus, pendant le développement il peut se produire des pertes accidentelles d'un certain nombre de sphérules.

Dans certains cas où il y a une très grande abondance de sphérules pour le plasma de la spermatide, on obtient des spermatozoïdes de grande taille.

Quant aux formes diverses prises par les spermatozoïdes préssés entre les cellules épithéliales, ceci est dû à la plasticité du corps réfringent (fig. 18, pl. XIV).

Nous pouvons nous poser la question de savoir comment l'on doit orienter le spermatozoïde de l'*Ascaris*, et s'il est possible de le comparer aux spermatozoïdes ordinaires pourvus d'un flagelle.

SCHEBEN a découvert et figuré (voir sa pl. XXI, fig. 18) chez certains spermatozoïdes un filament ténu naissant dans le noyau et de là gagnant la périphérie de la couronne: »Ferner habe ich mehrfach an reifen Spermatozoen das Vorhandensein eines zarten Fadens beobachtet, der, von den Chromosomen ausgehend, in etwas schräger Richtung das Plasma durchzog, dessen äußere Begrenzung er meist zu überragen schien«. Sur ce fil ténu il aperçut deux granules. Il émet l'hypothèse qu'on pour-

rait se trouver là en présence de quelque chose d'équivalent au filament axile des autres spermatozoïdes, cependant il avoue qu'il faut être très circonspect et que les causes d'erreur sont très nombreuses.

Donc d'après l'ensemble de la théorie de SCHEBEN, on devrait considérer la pointe de la papille comme la partie antérieure, le Spitzenstück qui la termine comme un véritable acrosome; le corps réfringent qui se trouve en arrière comme le noyau dont le nucléole aurait émigré en arrière de lui. De ce dernier partirait le filament axile qu'il a parfois aperçu et qui représenterait un reste, un indice de l'origine flagellée de ce spermatozoïde. La couronne serait ainsi l'équivalente du cou du spermatozoïde flagellé. Faisons remarquer ici que NUSSBAUM homologue le corps réfringent à la coiffe du spermatozoïde des Vertébrés.

La théorie des SCHEBEN peut paraître séduisante; je dois dire qu'elle ne me paraît point suffisamment démontrée. Je n'ai jamais pu apercevoir le filament décrit par SCHEBEN. De plus, de l'avis de tous les auteurs autres que lui, le spermatozoïde pénètre dans l'œuf par la couronne et non par la pointe de la papille, qui est pour lui la partie antérieure. Il semble au contraire naturel d'admettre comme antérieure la partie par laquelle s'effectue la pénétration. Rien ne démontre de plus que le Spitzenstück est un acrosome; par sa genèse, par son aspect et par bien d'autres caractères, il rappelle plutôt une pièce intermédiaire en voie de régression.

Les auteurs récents comme MAYER et MARCUS n'admettent pas cette manière de voir. Pour H. MARCUS, Décapodes et Nématodes possèdent des spermatozoïdes sphéroïdaux qu'il n'est pas possible d'homologuer aux spermies à flagelles. Cependant il ne croit pas invraisemblable qu'ils puissent dériver de celles-ci. Il croit toutefois que c'est une erreur de chercher dans le spermatozoïde de l'*Ascaris* un rudiment de flagelle caudal.

KOLTZOFF, qui a étudié avec soin en 1905 les spermatozoïdes sphéruleux des Décapodes, pense qu'il existe une parenté étroite entre ceux-ci et les spermatozoïdes des Nématodes. Il croit que la capsule du zoosperme de *Pagurus striatus* par exemple est peut-être l'homologue du corps réfringent de l'*Ascaris*. En effet ces deux formations dérivent du fusionnement des sphérules du plasma de la spermatide, de plus la capsule complètement formée se trouve comme le corps réfringent en arrière du noyau: ce rapprochement entre les spermatozoïdes des Décapodes et des Nématodes me paraît très logique et très acceptable.

MARCUS considère les deux groupes des Sphærospermia et des Nematospermia comme des groupes de valeur égale dont

le dernier est seulement plus répandu. KOLTZOFF pense au contraire que les Sphærospermia dérivent des formes flagellées et que la capsule dérive phylogénétiquement du flagelle qui s'est adapté à une autre fonction. Cette transformation du flagelle ne me semble pas démontrée mais je crois parfaitement que les Sphærospermia dérivent des Nematospermia.

D'après tout ce que nous avons plus haut, je pense qu'il est suffisamment démontré que nous devons considérer la couronne comme antérieure, la pointe de la papille comme postérieure, la formation chromatique qu'on y trouve comme un rudiment de pièce intermédiaire, le corps réfringent comme l'homologue de la capsule des Décapodes. Cette orientation concorde parfaitement avec celle que KOLTZOFF a donnée pour le spermatozoïde des Décapodes, et me semble correspondre aux faits.

Tableau de l'évolution du spermatocyte au spermatozoïde mûr.

Maintenant que nous avons vu la genèse et les transformations des diverses parties du spermatozoïde de l'*Ascaris megalocephala*, tâchons de tracer un tableau d'ensemble de la spermiogénèse de cet animal.

Nous pourrons considérer quatre périodes principales dans cette évolution:

1ère période: Lorsque la deuxieme division de maturation est terminée, on a quatre spermatides plus ou moins sphériques, de taille notable, présentant dans leur plasma des sphérules irrégulièrement distribuées. Dans chacune de ces sphérules on voit un bâtonnet colorable. Le centre de la spermatide est occupé par une masse chromatique de forme plus ou moins ovale ou par deux masses semblables qui finissent par se fusionner. On voit bientôt cet élément chromatique central devenir parfaitement sphérique et s'entourer d'une zone périnucléaire claire très nette. On voit alors le karyosome du noyau présenter des déformations, une sorte de mouvement amiboïde. Cette activité correspond à la formation du cytophore, qui apparaît sous la forme d'une sorte de sécrétion devenant bientôt vacuolaire et très chromatique et constituant une sorte de disque aplati à l'un des pôles de la spermatide. Bientôt le cytophore se détache, devient nettement bilobé et très chromatique, constituant les corpuscules intermédiaires qui sont alors absorbés par les cellules épithéliales du canal déférent (figs. 22 à 25, pl. XV).

2ème période: Après l'expulsion du cytophore, on voit la spermatide prendre une forme plus régulièrement sphérique. Les sphérules ont perdu leur bâtonnet axial, elles sont devenues d'ovales plus nette-

ment sphériques, pendant que leur substance prend une réfringence beaucoup plus accusée. La disparition des bâtonnets chromatiques coïncide avec l'apparition des granules qui vont se disposer autour de la zone périnucléaire pour constituer ce que nous avons appelé le corps mitochondrial. On voit alors le centriole de la deuxième division de maturation qui s'était divisé très tôt se rendre dans cette zone périnucléaire pour aller se confondre avec le karyosome qui est revenu à l'état de repos. Les centrioles se disposent d'abord perpendiculairement à la surface du karyosome et sont réunis l'un à l'autre par un filament d'union, sorte de corps bâtonoïde. Les sphérules prennent par fusionnement un volume de plus en plus considérable; mais ce fusionnement se fait tout à fait à la périphérie de la spermatide, où se sont rendues les sphérules. Grossissant peu à peu, elles finissent par venir en contact les unes avec les autres, constituant ainsi une enveloppe, une carapace continue à la spermatide. Alors se produit une légère effraction entre les sphérules, et on voit apparaître un petit pseudopode protoplasmique en forme de petit cône ou de petit croissant. Ce pseudopode s'allonge peu à peu, diminuant ainsi progressivement le volume du protoplasme intérieur de la spermatide. Ce lobe protoplasmique se développe ainsi, de manière à atteindre un volume plus grand que le corps de la spermatide. C'est à ce moment que s'effectue la division du noyau en deux noyaux: le noyau central qui reste au milieu du corps de la spermatide, et le noyau périphérique qui gagne la périphérie et est parfois entrainé avec le lobe au moment de sa formation. Alors le lobe protoplasmique qui s'est suffisamment accru se détache et dégénère, constituant «les corps résiduels» que j'ai découverts chez l'*Ascaris*; c'est le deuxième phénomène de réduction plasmatique. Ces corps entraînent quelquefois avec eux le noyau périphérique qui est ensuite abondonné entre les spermatides. C'est la sortie du lobe qui détermine la polarité de la spermatide (figs. 30 à 41, pl. XV; figs. 64 à 69, pl. XVI; figs. 70 à 88, pl. XVII).

3ème période: Une fois le lobe protoplasmique expulsé, la spermatide a diminué de volume; sa carapace de sphérules est interrompue au point par où s'est échappé le lobe protoplasmique. Cette interruption correspond à un aplatissement de la spermatide qui a pris une forme hémisphérique. Les sphérules continuent alors à se fusionner, elles deviennent très grosses; finalement, on arrive à n'avoir plus que trois sphérules qui s'unissent enfin pour donner une spermatide hémisphérique, présentant un aspect brillant et homogène. Cette substance réfringente est alors devenue très chromatique. La spermatide homogène

est creusée d'une cavité, remplie par le noyau et un peu de cytoplasme contenant le corps mitochondrial. Cette cavité communique avec l'extérieur par l'orifice de sortie laissé par le lobe protoplasmique. Cet orifice, d'abord étroit, est peu à peu projeté en avant par la formation d'une sorte de col. L'orifice se dilate ensuite pour constituer une sorte de coupe au fond de laquelle se trouve le noyau. Les bords de la coupe s'élargissent alors pour constituer une sorte de pavillon, la collerette, bientôt séparée du corps par un étranglement. En même temps on voit apparaître au pôle opposé à la collerette une bande protoplasmique. Alors se manifeste dans la spermatide un mouvement d'allongement suivant l'axe de symétrie (figs. 42 à 45, pl. XV; figs. 46 à 57, pl. XVI; figs. 89 à 92, pl. XVII).

4ème période: Le mouvement d'allongement s'accentue et peu à peu le corps de la spermatide prend les apparences et la forme du corps réfringent. Cet allongement détermine une diminution de la concavité avec un effacement progressif de la collerette. Cette diminution de la concavité détermine la sortie très tardive de la masse protoplasmique granuleuse interne contenant le noyau, qui, projetée en avant va constituer la couronne. A ce stade la collerette a généralement disparu, mais il subsiste toujours à la base du corps réfringent une concavité dans laquelle reste logé le noyau. La masse protoplasmique située à la pointe de la papille contient parfois le noyau périphérique. Nous arrivons ainsi au spermatozoïde mûr muni d'un corps réfringent conique contenu dans la papille et en avant duquel se trouve la couronne (figs. 56 à 63, pl. XVI, figs. 93 et 94, pl. XVII).

Voilà l'évolution que mes recherches m'ont permis d'établir. Les faits que j'ai exposés diffèrent sensiblement de ceux figurés par Mayer, mais je suis d'accord avec lui sur la question importante de l'origine du corps réfringent, qui, je puis l'affirmer, dérive des sphérules réfringentes qui forment la carapace de la spermatide.

Troisième partie.

Sort du spermatozoïde dans l'œuf.

Pénétration.

Il est intéressant d'étudier de quelle manière le spermatozoïde pénètre dans l'œuf chez *Ascaris megalocephala*, car cela peut éclairer la morphologie et l'orientation de ce curieux spermatozoïde.

Meissner a décrit chez les œufs d'*Ascaris megalocephala* et des autres Nématodes en général, la présence d'un micropyle. Pour

lui, au moment où les œufs se détachent du r a c h i s , ils seraient déjà pourvus d'une membrane et au point par lequel ils se trouvaient fixés sur le rachis, il resterait un orifice qui servirait à la pénétration du spermatozoïde. Ce fait a été nié par tous les auteurs qui ont suivi: Bischoff, Munk, Claparède, Leuckart, Auerbach, Bütschli etc. Van Beneden, dans son mémoire considérable sur la fécondation, et les autres auteurs qui ont étudié cette question ont établi que, à ce moment, l'ovocyte n'a pas encore de membrane et par conséquent pas de micropyle.

Or, van Beneden a découvert sur l'œuf de l'*Ascaris* une plaque ayant des propriétés particulières qu'il a appelée d i s q u e p o l a i r e. Ce disque est strié normalement à sa surface et aminci sur ses bords. Il est interrompu en son centre dans toute son épaisseur et cette interruption est occupée par une substance un peu plus claire, granuleuse et non striée, qui forme une légère saillie. Cette sorte de bouchon qu'il appela b o u c h o n d ' i m p r é g n a t i o n se colore légèrement en brun par le picro-carmin. Pour lui c'est par ce bouchon d'imprégnation que le spermatozoïde vient s'unir au vitellus. Ce bouchon occupe l'un des pôles de l'œuf: «C'est par ce seul et unique point de la surface du vitellus que la pénétration d'un spermatozoïde peut s'effectuer». Van Beneden déclare cependant que lorsque l'œuf est mûr le disque devient très difficile à distinguer parce qu'il n'est plus colorable, a perdu sa striation, s'est chargé de sphérules hyalines et ne forme plus qu'une très légère saillie.

Donc pour van Beneden l'œuf de l'*Ascaris* a une polarité. Dix ans auparavant, Auerbach avait découvert une polarité analogue dans les œufs d'*Ascaris nigrovenosa* et de *Strongylus auricularis*. Il distinguait un pôle antérieur plus étroit, où se formaient les globules polaires, ainsi que l'extrémité antérieure de l'embryon.

Mais bien des auteurs ont nié cette polarité et n'ont point aperçu le disque et le bouchon d'imprégnation décrits par van Beneden chez *Ascaris megalocephala*, tels sont Munk, Claparède, Schneider, Leuckart et Auerbach lui-même. La plupart des auteurs modernes ne font même pas mention de la différenciation décrite par van Beneden.

Pendant sa descente à travers l'oviducte, van Beneden a vu se produire une fine membrane autour de l'œuf, qui se décolle avec la plus grande facilité du vitellus sous-jacent et se soulève tout autour du pôle d'imprégnation. Pour lui la formation de la membrane vitelline constitue un phénomène de maturation et non pas une conséquence de l'imprégnation. Il en donne comme preuve la présence de membrane vitelline autour des œufs des femelles non fécondées. Cette membrane possé-

derait une interruption à l'endroit du bouchon d'imprégnation, par où pénétrerait le spermatozoïde. Partout où la membrane existe, elle offrirait un obstacle infranchissable aux zoospermes. De plus, le spermatozoïde en train de pénétrer, fusionnerait sa membrane avec celle de l'œuf, obturant ainsi l'orifice d'imprégnation. La «membrane ovospermatique» ainsi formée empêcherait la polyspermie de se produire. Or van Beneden suppose pour cela une membrane sur la papille du spermatozoïde, membrane qui n'existe pas comme nous l'avons vu; l'ectoplasme est nu et peut présenter des mouvements amiboïdes.

Pour Zacharias le spermatozoïde posséderait la faculté de dissoudre la membrane de l'œuf. Cet auteur n'a pas vu de pôle d'imprégnation et suppose que le spermatozoïde peut pénétrer par un point quelconque.

Boveri est d'avis que, aussitôt la copulation du spermatozoïde effectuée, l'œuf se transforme et produit une membrane qui empêche la pénétration de plusieurs spermatozoïdes.

Il est probable que l'œuf non encore fécondé est susceptible de certains mouvements amiboïdes, et qu'il ne se produit une véritable membrane vitelline qu'après la pénétration. Pour moi, je n'ai jamais pu apercevoir le pôle d'imprégnation de van Beneden qui est peut-être la trace de la zone qui fixait l'œuf au rachis, ou bien encore une sorte de cône d'attraction, analogue à celui qu'Hertwig et Fol ont décrit chez les Echinodermes; et ce n'est qu'après la pénétration du spermatozoïde que j'ai vu se former une membrane augmentant progressivement d'épaisseur.

J'ai observé sur des femelles vierges les œufs sur toute la longueur de l'utérus dépourvus de leur épaisse membrane. Je considère donc la production de la membrane comme la conséquence de la pénétration du spermatozoïde; ce qui est contraire à l'opinion de van Beneden.

Pour cet auteur le spermatozoïde penètre par ce qu'il appelle, l'«hémisphère céphalique» (c'est la couronne de Carnoy). Il le voit présenter des mouvements amiboïdes correspondant surtout à un raccourcissement de l'axe longitudinal accompagné d'un élargissement. Il pénètre de plus en plus profondément jusqu'au moment où la papille terminale forme seule une légère saillie qui s'efface ensuite. Une fois entré, il s'allonge de nouveau et reprend la forme qu'il avait avant la pénétration. Au moment de la fixation à l'œuf, le protoplasme du spermatozoïde devient beaucoup plus colorable, plus homogène, plus réfringent; par contre le noyau devient beaucoup plus pâle, moins réfringent et moins colorable.

Van Beneden donne de tous ces processus des figures excellentes, très nombreuses et très démonstratives.

La plupart des auteurs qui ont suivi partagent les mêmes idées que van Beneden. Seul Scheben voit le spermatozoïde pénétrer, non par sa partie élargie, mais par la partie pointue. Il donne de cela trois figures (pl. XX, figs. 25, 26, 27) qui sont peu éloquentes. Il déclare qu'on pouvait s'attendre à ce mode de pénétration par suite de la présence du Spitzenstück. Cependant il avoue avoir vu quelquefois un spermatozoïde fixé à l'œuf par sa base; mais il pense que ce n'est qu'une fixation accidentelle, car on voit des spermatozoïdes ainsi fixés sur des œufs fécondés.

Je ne puis admettre la manière de voir de Scheben, car j'ai toujours observé, comme Marcus l'a vu chez *Ascaris canis*, comme van Beneden, Boveri, Mayer et beaucoup d'autres l'ont vu chez *Ascaris megalocephala*, le spermatozoïde se fixant à l'œuf par sa couronne et à certains stades où il n'était encore qu'à demi-entré, laissant sortir de l'œuf la pointe de la papille. Je crois que Scheben dans son interprétation de ce qu'il voyait s'est laissé trop influencer par sa découverte du Spitzenstück. Cependant pour défendre sa théorie, il dit qu'on ne peut expliquer autrement que par une pénétration par la pointe les figs. 9, 10, 14, 15 (pl. XIV) de van Beneden (fécondation) où le spermatozoïde a son grand axe dans une position non perpendiculaire, mais parallèle à une tangente à la surface de l'œuf. Van Beneden dit à ce propos: «Aussitôt après son entrée le zoosperme change de direction. Son axe principal d'ordinaire normal à la surface de l'œuf pendant la pénétration se place bientôt obliquement à cette surface. Le spermatozoïde reste fixé à la cicatrice par l'extrémité de sa queue, mais son axe s'incurve bientôt et dans l'immense majorité des œufs, la tête du spermatozoïde se rapproche notablement de la surface du vitellus».

Cette observation, qu'il ne m'a pas été possible de vérifier est considérée par Scheben comme un mouvement de rotation de 90° effectué par le spermatozoïde pour diriger sa partie élargie, c'est-à-dire son noyau vers le centre de l'œuf. Pour lui, si le zoosperme pénétrait par sa base arrondie (couronne), ces images deviendraient inexplicables, à moins d'admettre que le spermatozoïde fait une révolution complète et inutile.

Peut-être s'agit-il ici d'une simple répulsion subie par le spermatozoïde de la part du vitellus de l'œuf au moment de la formation du globule polaire. Dans la plupart des œufs, en effet, le spermatozoïde attend à la périphérie de l'œuf que la maturation de la vésicule germinative se soit produite pour effectuer sa marche vers le centre, à la ren-

contre du pronucléus femelle. Telle est l'interprétation que je propose pour expliquer cette rotation.

Van Beneden est d'avis que des spermatozoïdes de type campanuliforme, aussi bien que conoïdes, peuvent entrer en copulation: «Il est indifférent qu'il existe ou non un corps réfringent qui n'a certainement aucune importance au point de vue du développement ultérieur de l'œuf, ni pour le mécanisme de la pénétration». La plupart des auteurs pensent au contraire que la copulation ne peut être effectuée que par des spermatozoïdes de type conoïde pourvus d'un corps réfringent bien développé; cependant van Beneden écrit: «Dans certaines femelles les zoospermes libres ou copulés présentent presque tous des corps réfringents volumineux. Dans d'autres individus, presque tous les spermatozoïdes libres ou copulés en sont dépourvus. Cette différence dépend probablement de l'âge de la femelle. Les zoospermes conoïdes et pourvus d'un corps réfringent sont très probablement plus âgés que les autres». Il s'agit ici pour moi d'interprétation, sinon d'observations inexactes.

Pour ma part, je n'ai jamais vu en train de copuler, et partant pénétrer à l'intérieur de l'œuf, que des spermatozoïdes conoïdes et je ne puis dire à quel stade de dégénérescence le spermatozoïde devient inapte á la fécondation. Ce point serait cependant important à préciser pour déterminer avec certitude le rôle du corps réfringent.

Modifications du spermatozoïde dans l'œuf.

Dès que le spermatozoïde a pénétré dans l'œuf, on voit le corps réfringent diminuer peu à peu de volume et prendre une forme plus nettement sphérique. Il apparaît alors très brillant et se détache très bien du plasma de l'œuf.

On assiste pendant la marche du spermatozoïde vers le centre de l'œuf à une diminution progressive de son volume. Il est peut-être lentement digéré. Von Erlanger pense que c'est toute la partie postérieure du spermatozoïde avec son corps réfringent qui est ainsi dissoute. Boveri a vu de même le corps réfringent diminuer peu à peu de volume; il ne pense pas qu'il puisse jouer dans l'œuf aucun rôle appréciable, puisqu'on le voit disparaître.

La disparition complète du corps réfringent est quelquefois très lente à se produire, et on trouve quelquefois, comme l'a vu Carnoy et comme je l'ai constaté, un reste du corps réfringent jusqu'à la deuxième et la troisième mitose de segmentation, mais en général il a complètement disparu à l'expulsion du deuxième globule polaire. Fréquemment on

voit le reste du corps réfringent rejeté à la périphérie du vitellus, et parfois on le trouve dans l'espace périvitellin, entre le vitellus et la coque de l'œuf. Chez *Ascaris canis*, Marcus a vu le corps réfringent se découper en masses et en grumeaux souvent vacuolisés à l'intérieur et finir par disparaître complètement. Je n'ai jamais constaté chez *Ascaris megalecophala* cette fragmentation et cette vacuolisation; j'ai vu seulement le corps réfringent diminuer peu à peu de volume, tout en gardant une forme générale sphérique et un aspect homogène et réfringent, jusqu'à constituer un globule punctiforme qui finit par s'effacer complètement.

Scheben, au contraire de la plupart des auteurs, pense que le corps réfringent jouerait un rôle très important dans la fécondation. En effet il voit se produire non à la périphérie de la membrane du corps réfringent, mais à l'intérieur de cette membrane, du moins à ce qu'il semble d'après ses figures, de petits granules. Cette masse de granules augmente peu à peu, à mesure que le spermatozoïde approche du centre de l'œuf. On aurait ainsi une transformation complète de la substance du corps réfringent en un amas de grains à l'intérieur d'une membrane close. Cependant il a cru parfois voir subsister un reste sphérique du corps réfringent qui ne degénère pas en fragments et qui est alors repoussé dans le plasma de l'œuf. Or Scheben donne au corps réfringent ou plutôt aux granulations qui en dérivent un rôle très important. Ce sont elles qui fourniraient le substratum achromatique du pronucléus mâle.

Pour ma part je dois dire que j'ai aperçu des granulations correspondant sans doute à la «zone de détritus» de von Erlanger, mais non situées dans l'enveloppe du corps réfringent. Je les interprète comme des mitochondries et non comme des dérivés du corps réfringent. J'ai observé au contraire que dans l'œuf le corps réfringent devient plus colorable par les colorants nucléaires, mais garde en diminuant de volume, son aspect homogène et brillant. Van Beneden, a vu, pendant que le corps réfringent régresse, la queue du zoosperme se remplir d'une substance finement granulée qui a l'apparence du protoplasme. Il pense que c'est un produit de transformation du corps réfringent, mais se produisant autour de lui et non à son intérieur. Il voit ces granulations se confondre avec le plasma ovulaire sans utilisation ultérieure.

Je crois que nous devons donc abandonner l'idée de Scheben. Il y a peut-être là digestion du corps réfringent; dans tous les cas il y a certainement diminution de volume; mais ce corps ne joue plus aucun rôle important, après la pénétration dans l'œuf où il est peut-être plus

actif qu'on ne l'a cru jusqu'ici. Une fois dans l'œuf, il dégénère et disparaît, ou bien est rejeté sans utilisation.

Quant au protoplasme du spermatozoïde, lors de la formation des globules polaires, on voit la couronne devenir beaucoup plus colorable comme l'ont observé van Beneden, Kultschitzky etc. et pousser des sortes de prolongements pseudopodiques à l'intérieur du plasma ovulaire. Il est probable qu'il s'agit là du corps mitochondrial se répandant dans l'œuf ce qui expliquerait sa plus forte colorabilité.

Kultschitzky voit les lobes poussés par le plasma spermatique se terminer dans le vitellus par des sortes de boutons qui se détachent. Ainsi s'effectuerait pour lui le rapetissement progressif du plasma du zoosperme, pendant la formation des globules polaires. Ce fait est très facile à observer, par exemple au moyen du carmin boracique qui colore en rose ce plasma, comme je l'ai constaté. C'est à ce plasma muni de pseudopodes que Carnoy a donné le nom de plage de pullulation et Kostanecki et Siedlecki celui d'aire protoplasmatique. Van Beneden et Kultschitsky attribuent sa colorabilité à la présence de la nucléine qui serait émise par le noyau; pour moi elle est due à la présence du corps mitochondrial. La quantité de plasma du spermatozoïde diminue peu à peu et se mêle à celui de l'œuf; pour van Beneden le premier est rejeté dans le liquide périvitellin sans se fusionner.

Pour ce qui est de la formation du pronucléus, lorsque le corps réfringent a disparu ou est en régression, on a d'abord le noyau compact de chromatine entouré de sa zone périnucléaire claire assez nette à ce stade. Van Beneden a établi que le pronucléus mâle dérive du noyau du spermatozoïde. Il voit le noyau se débarasser d'abord de son auréole plasmatique qui est rejetée et dégénère. La masse chromatique simple ou double fournit les granules chromatiques du pronucléus, et c'est la zone périnucléaire qui fournit la partie achromatique. Mais comme le fait remarquer Kultschitsky, il est très difficile de suivre le développement du pronucléus mâle. Complètement constitué, cet auteur le voit formé d'une enveloppe achromatique brillante, assez solide, autour d'éléments chromatiques disposés à la périphérie et aux nœuds du réseau serré constitué par la substance achromatique.

Schében a étudié avec soin la formation du pronucléus mâle. Il voit, ce qui est facile à constater, la zone périnucléaire très nette à ce stade. Les chromosomes s'étirent en longueur puis envoient de fins prolongements dans la masse achromatique et ainsi se forme une sorte de réseau.

Pour Boveri, la partie achromatique du pronucléus dérive du plasma zoospermique et ovulaire. Pour Scheben au contraire, elle provient des granulations fournies par la pulvérisation du corps réfringent. Je ne crois pas qu'on puisse partager l'une ni l'autre de ces opinions. A mon avis le karyosome qui forme presque tout le noyau contient en lui la substance achromatique nécessaire à la formation du réseau du pronucléus et cette substance ne lui est fournie ni par le plasma environnant, ni par les granulations dérivant du corps réfringent. J'ai vu les deux hémisphères constituant le noyau du spermatozoïde chez bivalens se séparer l'un de l'autre, s'allonger pour former deux bâtonnets un peu épaissis à leurs extrémités et unis entre eux par des ponts chromatiques. Puis, j'ai vu se produire une sorte de pulvérisation en granulations chromatiques, correspondant peut-être à des chromosomes élémentaires, pendant que se précisait une zone claire représentant le plasma nucléaire entouré d'une membrane, le tout dérivant probablement de l'extension de la zone périnucléaire.

Il semble, pour la formation du pronucléus mâle, qu'il se produise comme un épanouissement du noyau spermatique. J'ai observé à ce propos un fait assez intéressant: J'ai vu certains spermatozoïdes en dégénérescence dans l'utérus de types pyriforme et sphéroïdal présentant non pas un karyosome dense et très colorable, mais un noyau comparable à un véritable pronucléus, possédant un volume quatre ou cinq fois plus grand qu'à l'état ordinaire, muni d'un réseau de linine délicat et pourvu de granulations chromatiques disposées surtout à la périphérie. Ce noyau, dont la structure ressemble étonnamment à celle d'un pronucléus, dérive evidemment du petit noyau très chromatique du zoosperme; il a dû se passer là une transformation analogue à celle qui se passe dans l'œuf lors de la formation du pronucléus (fig. 21, pl. XIV).

On peut se demander maintenant où se forme le centrosome de la première mitose de segmentation, et par suite où est situé le spermocentre dans le corps du spermatozoïde.

Boveri, comme d'autres auteurs, pense que le centrosome de segmentation a une origine spermatique. Herla est d'avis au contraire qu'il est d'origine cytoplasmique, puisqu'il apparaît spontanément dans le cytoplasme ovulaire.

Von Erlanger croit avoir distingué le centrosome sous le noyau du spermatozoïde, entre celui-ci et le corps réfringent et il donne plusieurs photographies à l'appui de son affirmation. Il est probable qu'il n'en est rien et que le grain qu'il a considéré comme centriole fait partie des granules du corps mitochondrial.

Carnoy et Lebrun (97) sont d'avis qu'il n'existe pas de corpuscule spermatique, que les centrosomes qui servent à la première division sont renfermés dans les noyaux sexuels, qu'ils dérivent simplement de la transformation de leurs nucléoles plasmatiques. Ces nucléoles ont été d'ailleurs observés par tous les auteurs qui ont étudié la fécondation chez *Ascaris*: Boveri, Kultschitzky, Kostanecki et Siedlecki, von Erlanger etc. Pour Carnoy et Lebrun, les nucléoles, chez l'*Ascaris*, servent de corpuscule central dans la figure de division. Les nucléoles ne seraient donc que des centrosomes au repos attendant le moment voulu pour se mettre en activité. Ces corpuscules existent aussi bien dans le noyau mâle que dans le noyau femelle et au nombre de un à quatre. Ils apparaissent très tôt dans les noyaux. Pour Herla ils se montreraient seulement quand les pronuclei ont atteint leur diamètre définitif. Carnoy voit parfois ces nucléoles se fusionner par paires, puis ils s'échappent du noyau. Kultschitzky, Herla ont constaté que les nucléoles disparaissent, c'est qu'ils émigrent dans le cytoplasme où Herla, Boveri, Kostanecki, von Erlanger les ont aperçus sous forme de centrosomes.

Marcus a vérifié en partie les affirmations de Carnoy et Lebrun sur *Ascaris canis*. Il voit un nucléole dans chaque pronucléus. Mais dans le pronucléus mâle se trouve en plus le centrosome, caractérisé par une sphère achromatique, un grain central colorable et un aster rayonnant (Marcus, *Ascaris canis*, fig. 48). N'ayant trouvé ce rayonnement que dans l'un des deux pronuclei, il en conclut que c'est le centrosome du pronucléus mâle qui provient de la spermatide et et qui était disposé à l'intérieur de la sphérule chromatique comme l'avaient supposé O. Hertwig et A. Brauer. Mes observations me permettent de confirmer l'opinion de Marcus. J'ai constaté que les nucléoles disparaissent dans les pronuclei, lorsque les centrosomes apparaissent dans le cytoplasme ovulaire. Nous pouvons donc admettre comme vérifié ce fait que, dans la segmentation comme dans les diverses phases de la spermatogénèse chez *Ascaris megalocephala*, le centrosome prend naissance dans le noyau. On sait en effet que chez l'*Ascaris*, les centrosomes naissent spontanément et facilement dans le noyau.

Quant au rôle du noyau périphérique que nous avons considéré comme une sorte de pièce intermédiaire, représentant le reste d'un flagelle disparu, sa présence n'étant nullement constante, nous ne pouvons supposer qu'il ait la moindre importance dans la fécondation.

Technique.

Dans mes recherches, je me suis toujours servi d'*Ascaris* frais que je disséquais moins d'une heure après leur sortie de l'intestin du cheval, et qui étaient conservés jusque là dans le liquide intestinal, maintenu à une température voisine de 40°. J'avais toujours ainsi des animaux bien vivants présentant d'actifs mouvements. Je découpais immédiatement les parties des tubes sexuels que je voulais étudier et les plongeais dans le liquide fixateur pendant que l'animal remuait encore. J'évitais de disséquer dans le sérum artificiel, comme le recommande van Beneden, car cela risque d'altérer les éléments. Le mieux est d'opérer à sec et le plus rapidement possible.

Les premiers auteurs qui ont étudié la spermatogénèse de l'*Ascaris megalocephala* ont employé comme fixateurs la liqueur de Gilson au sublimé, l'alcool sulfureux, l'acide nitrique, le liquide de Flemming ou de Hermann.

Van Beneden emploie surtout l'acide nitrique à 3%, l'acide acétique, l'alcool au tiers, l'acide osmique à 1% et comme colorant le carmin boracique, la fuchsine, le vert de methyle, le picro-carmin.

Carnoy se sert d'un mélange d'alcool absolu et d'acide acétique contenant un peu de chloroforme. Boveri emploie l'alcool acidulé de 1% d'acide acétique et aussi l'acide picro-acétique (acide picrique en solution aqueuse concentrée avec 1% d'acide acétique).

Par la méthode de Boveri, Carnoy prétend avoir obtenu des résultats détestables. J'en ai obtenu d'excellents. L'acide picro-acétique m'a donné des fixations parfaites et j'ai obtenu de très belles préparations dans lesquelles les œufs n'ont été ni déformés, ni vacuolisés, ni altérés, en colorant en outre par le carmin et montant à la glycérine comme le recommande Boveri. C'est la seule méthode qui donne de bons résultats pour l'étude des œufs et de la pénétration des spermatozoïdes. En montant les utérus à la paraffine on obtient généralement des résultats déplorables, et il est rare d'avoir des œufs qui ne soient pas déformés ou altérés; ceci a d'ailleurs été constaté par tous les auteurs. L'inclusion à la celloïdine donne de meilleurs résultats sans être cependant parfaite. J'ai toujours obtenu les meilleurs résultats par l'étude des œufs entiers, qui sont bien suffisamment transparents pour être étudiés entiers montés à la glycérine; il est très difficile de les monter au baume sans avoir des déformations.

Comme fixateur, Tretjakoff a employé le mélange au sublimé indiqué par Lenhossék, ainsi que le liquide de Zenker et le liquide de

Hermann. Comme colorant, l'hématoxyline de Heidenhain avec pré-coloration au Bordeaux.

Scheben a employé l'acide picro-acétique de Boveri, le liquide de Zenker et surtout un mélange au sublimé modifié par lui et composé de 50 parties d'alcool absolu, 50 parties de sublimé, 2 parties d'acide acétique glacial. Il laisse les pièces dans liquide 3 ou 4 heures et jusqu'à 12 heures sans inconvénient. Il déshydrate en passant par le chloroforme pour éviter l'alcool absolu et monte à la paraffine. Comme coloration, alun ferrique de Heidenhain associé au vert lumière.

A. Mayer a d'abord employé les fixateurs courants, mais l'expérience lui a montré, comme elle m'a montré à moi-même que pour les éléments séminaux les meilleurs fixateurs étaient les mélanges au sublimé. Pour la fixation des organes femelles, pas plus que ses devanciers, il ne peut donner de bonne méthode. Comme colorant, il a employé surtout l'hématoxyline ferrique avec ou sans Bordeaux, en outre la coloration des mitochondries de Benda, l'hématoxyline Delafield et la triple coloration safranine, violet de gentiane, orange G.

Pour ma part, pour les organes mâles, j'ai obtenu les meilleures fixations par l'emploi du liquide recommandé par Scheben au sublimé, alcool absolu, acide acétique auquel j'ajoutais aussi un peu de chloroforme. Le Zenker m'a donné de bons résultats, sauf dans quelques cas. J'ai également employé le liquide de Bouin. Pour l'épithélium utérin, les meilleures fixations m'ont été données par le mélange de Flemming fort qui cependant conserve très mal les œufs qu'on retrouve déformés; pour ceux-ci je n'ai eu des résultats vraiment excellents qu'avec le liquide picro-acétique de Boveri en montant à la glycérine.

Comme colorations, j'ai employé la méthode à l'alun ferrique de Heidenhain, soit sans coloration plasmatique, soit avec coloration à l'éosine, au vert lumière, au bleu d'aniline, à la fuchsine acide. J'ai employé aussi avec succès, surtout pour l'étude de la formation du corps réfringent, le picrocarmin, la méthode de Benda à la safranine-vert lumière ainsi que la méthode, à mon avis trop délaissée quoique excellente, au vert de méthyle-fuchsine acide après fixation. J'ai obtenu également de très bons résultats avec la méthode de coloration de Mann qui permet de suivre la destinée du corps réfringent qui se colore en rouge, tranchant nettement sur le cytoplasme coloré en bleu.

Pour les œufs, j'ai employé le carmin boracique de Grenacher, l'hématoxyline ferrique et l'hématoxyline chromique de Benda. Pour les colorations plasmatiques, les meilleurs résultats m'ont été donnés par la fuchsine, qui donne une coloration belle, énergique, très élective.

Pour les organes mâles, je me suis servi de la méthode des coupes après inclusion à la paraffine, mais je n'ai jamais eu ainsi des préparations aussi belles que par la méthode des frottis.

Telles sont les principales méthodes que j'ai employées et qui m'ont permis d'obtenir parmi un grand nombre de préparations assez bonnes, un certain nombre de préparations vraiment très satisfaisantes.

Conclusions.

Comme on a pu s'en rendre compte par ce qui précède, la spermiogénèse de l'*Ascaris megalocephala* est une question très délicate, d'une recherche très difficile à cause de la rareté des stades avancés en développement; c'est ce qui explique les divergences de vues que nous avons constatées. Aussi, conscient de la difficulté de ma tâche, en entrepenant ces recherches je n'ai pas eu la prétention de résoudre définitivement de si difficiles problèmes. Je me suis toutefois efforcé autant qu'il m'a été possible d'éclaircir les points obscurs et de confirmer ou rejeter certaines hypothèses émises par les auteurs qui m'ont précédé. J'ai été assez heureux par la même occasion, pour découvrir des faits non encore décrits, ce qui m'a permis de fournir sur certaines questions des interprétations nouvelles.

C'est pour moi un agréable devoir de remercier ici M. le professeur Dr. E. Korschelt, de l'université de Marburg pour les utiles indications bibliographiques qu'il m'a si obligeamment fournies. J'adresse en outre l'expression de ma reconnaissance à mon maitre, M. le professeur O. Duboscq, l'éminent protistologue, qui a fait mon éducation cytologique.

De mon étude se dégagent quelques faits importants, qui formeront la conclusion de ce travail, et dont je vais énumérer les principaux. Chez *Ascaris megalocephala*:

1° La spermatogénèse se passe entièrement chez le mâle.

2° Les types de van Beneden, sauf le type sphéroïdal qui est un artefact par rupture mécanique, sont des stades de dégénérescence des spermatozoïdes normaux.

3° Les cellules à villosités ne jouent pas, comme l'avait cru Tretjakoff, un rôle comparable aux cellules de Sertoli chez les Mammifères.

4° Les spermatozoïdes inutilisés sont phagocytés par les cellules épithéliales de l'utérus.

5° Les granules mitochondriaux des spermatocytes se rassemblent pour former les bâtonnets occupant l'axe des sphérules. Plus tard ces

bâtonnets se décomposent en granulations qui vont se placer autour du noyau pour constituer le corps mitochondrial.

6° Les spermatides subissent deux réductions plasmatiques successives: la première se manifestant par l'expulsion du cytophore, la deuxième par celle du lobe protoplasmique.

7° Le corps réfringent n'est pas un noyau accessoire. Il se forme aux dépens des sphérules du plasma de la spermatide qui ne sont pas rejetées. Il se développe par l'allongement d'une sorte de coupe formée par fusion des sphérules.

8° Le noyau est constitué par un karyosome compact, formé de chromatine et de linine, entouré d'une zone claire représentant sans doute le nucléoplasme.

9° Le centrosome naît dans le noyau du spermatocyte. Après s'être divisé, il va se fusionner avec la masse du karyosome où il demeure invisible. Il n'est point situé entre le noyau et le corps réfringent.

10° La couronne du spermatozoïde est constituée par le plasma intérieur de la spermatide tardivement projeté en avant. Elle contient le corps mitochondrial qui se trouvait dans ce plasma.

11° Un spermatozoïde mûr et muni d'un corps réfringent est seul capable de féconder l'œuf.

12° Le spermatozoïde pénètre dans l'œuf par la couronne. Le Spitzenstück de Scheben ne joue pas le rôle d'un perforatorium. Il dérive de la division du noyau de la spermatide qui donne un noyau central et un noyau périphérique entraînant avec lui le centrosome. Le noyau périphérique représente le Spitzenstück.

13° Le karyosome fournit seul toute la substance achromatique du pronucléus mâle. Celle-ci n'est pas fournie par le corps réfringent.

14° Le centrosome de la première mitose de segmentation naît spontanément dans le pronucléus mâle.

15° Le corps réfringent ne joue aucun rôle actif dans la fécondation, il disparaît en jouant tout au plus un rôle nutritif pour l'œuf.

16° Les mâles présentent des périodes d'activité sexuelle et la transformation des spermatides en spermatozoïdes s'effectue très vite pendant ces périodes. C'est pour cela qu'on ne trouve ordinairement et en dehors de ces périodes dans la vésicule séminale que des spermatides peu avancées en développement.

Montpellier, 7 septembre 1910.

Index bibliographique.

AUERBACH, L. Organologische Studien. 3. Abschnitt. Breslau 1874.

—— Spermatologische Mitteilungen. 72. Jahresber. Schles. Ges. vaterl. Kultur. Breslau 1894.

BAGGE. Dissertatio inauguralis de evolutione Strongyli auricularis et Ascaridis acuminatae. Erlangen 1841.

VAN BENEDEN, E. Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation. Archives de Biologie. Vol. IV. 1883.

—— L'appareil sexuel femelle de l'Ascaride mégalocéphale. Ibid.

—— Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. Leipzig 1883.

VAN BENEDEN et CH. JULIN. La Spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. Acad. Belgique. Série 3. Vol. VII. 1884.

VAN BENEDEN et AD. NEYT. Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bulletin Acad. Roy. Sciences Belgique. Série 3. Vol. XIV. 1887.

BENDA, C. Die Mitochondria. Ergebn. der Anat. und Entwicklungsgesch. Vol. XII. 1903.

—— Die Spermiogenese der Monotrem. Semon. Zool. Forschungsreisen in Australien. Fischer, Jena 1906.

—— Die Spermiogenese der Marsupialer. Ibid.

BISCHOFF. Über Ei- und Samenbildung und Befruchtung bei Ascaris mystax. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1855.

BOVERI, TH. Zellenstudien. I—IV. Jena 1887, 1888, 1890, 1901.

—— Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904.

BÖSENBERG, H. Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Arachnoiden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXI. 1905.

BRAUER, A. Zur Kenntnis der Spermatogenese bei Ascaris megalocephala. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLII. 1893.

BROWN, H. On the spermatogenese in the Rat. Quart. Journ. of Micr. Science. New series. Vol. XXV.

CARNOY, J. B. et LEBRUN, H. La fécondation chez l'Ascaris megalocephala. La cellule. T. XIII. fasc. 1. 1897.

CLAPARÈDE, F. Über Ei- und Samenbildung bei den Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX. 1858.

—— De la formation et de la fécondation des œufs chez les vers Nématodes. Genève 1859.

DOMASCHKO, AD. Die Wandung der Gonade von Ascaris megalocephala. Arbeit. Zoolog. Inst. Wien. Bd. XV. 1904.

DUESBERG, J. La spermiogénèse chez le Rat. Arch. f. Zellforsch. Bd. II. Heft. 1. 1908.

VON EBNER. Zur Spermatogenese bei den Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI. 1888.

VON ERLANGER, R. Beiträge zur Kenntnis der Struktur des Protoplasmas der karyokinetischen Spindel und des Centrosoms. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIX. 1897.

von Erlanger, R. Über die Befruchtung und Teilung des Ascaris-Eies. Archiv f. mikr. Anat. Bd. LII. 1898.

—— Über die Befruchtung und ersten Teilungen des Eies von Ascaris megalocephala, nebst allgemeinen Betrachtungen. Über den Bau des Protoplasmas, der Spindel und des Centrosomas. Verh. deutsch. Zool. Ges. 6. Vers. Bonn 1898.

Field, G. W. On the morphology and physiology of the Echinoderm Spermatozoon. J. morphol. Vol. XI. 1895.

Fürst, E. Über Centrosomen bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. und Entwickl. Bd. LII. 1898.

Goldschmidt, R. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXI. 1905.

—— Mitteilungen zur Histologie von Ascaris. Zool. Anz. Bd. XXIX. 1906.

Hallez, P. Sur la Spermiogénèse chez l'Ascaride mégalocéphale (Comptes Rendus. Nr. 11. 1884).

Hamann, O. Die Nemathelminthen. 1895.

Heidenhain, M. Neue Untersuchungen über die Centralkörper usw. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLIII. 1894.

Herla. Étude des variations de la Mitose chez l'Ascaris megalocephala. Arch. de Biologie. T. XIII. 1893.

Hertwig, O. Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1890.

Koltzoff. Studien über die Gestalt der Zellen. Die Spermien der Decapoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXVII. 1905.

Korschelt, E. Über Morphologie und Genese abweichend gestalteter Spermatozoen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1906.

Korschelt und Heider, K. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil. Jena 1903.

Kostaneki und Siedlecki. Über das Verhältnis der Centrosomen zum Protoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897.

Kultschitzky, N. Die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI. 1888.

Léger, L. La reproduction sexuée chez les Stylorhynchus. Arch. f. Protistenk. Vol. III. 1904.

Lenhossék. Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LI. 1898.

Leuckart, R. Die menschlichen Parasiten. Bd. II. 1878.

Löwenthal, N. Die Spermatogenese bei Oxyuris ambigua. Internat. Monatsschr. Anat. Physiol. Bd. VI. 1889.

Marcus, H. Über die Beweglichkeit der Ascarisspermien. Biol. Centralbl. Bd. XXVI. 1906.

—— Ei- und Samenreife bei Ascaris canis (Werner, Asc. mystax). Arch. f. mikr. Anat. Vol. LXVIII. 1906.

Mayer, Alfr. Zur Kenntnis der Samenbildung bei Ascaris megalocephala. Zoolog. Jahrb. Bd. XXV. Hft. 3. 1908.

Meissner. Beiträge zur Anat. und Physiol. von Mermis albicans. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. V. 1853.

—— Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VI. 1855.

Meves, F. Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIV. 1899.

—— Über den von Lavalette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI. 1900.

—— Struktur und Histogenese der Spermien. Ergeb. d. Anat. und Entw. Bd. XI. 1901.

Montgomery, Th. The individuality of the chromosomes. Biol. Bull. Vol. VI. 1904.

—— On morphological difference of the chromosomes of Ascaris megalocephala. Arch. f. Zellforsch. Bd. II. Hft. 1. 1908.

Munk, H. Über Ei- und Samenbildung und Befruchtung bei den Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX. 1858.

Nussbaum, M. Über die Veränderung der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1884.

Regaud, Cl. Etudes sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les Mammifères. Arch. d'Anat. micr. T. IV. 1901.

Reichert. Beitrag zur Entwicklung des Samenkörperchens bei den Nematoden. Müllers Archiv. 1847.

Romieu, M. La réduction plasmatique dans la Spermatogénèse de l'Ascaris megalocephala. Comptes Rendus Acad. Sciences 1911.

Sala, L. Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Vol. XLIV. 1895.

Scheben, L. Beiträge zur Kenntnis des Spermatozoons von Ascaris megalocephala. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXIX. 1905.

Schneider, A. Monographie der Nematoden. Berlin 1866.

—— Über die Auflösung der Eier und Spermatozoen in den Geschlechtsorganen. Zool. Anz. 1880.

—— Das Ei und seine Befruchtung. 1883.

Schneider, K. C. Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Fischer, Jena 1902.

Struckmann, C. Eibildung, Samenbildung und Befruchtung von Strongylus filaria. Zool. Jahrb. Bd. XXII. Hft. 3. 1905.

Tönninges, C. Zur Spermatogenese von Lithobius forficatus in: Korschelt und Heider, Lehrb. d. vergl. Entwicklungsgesch. Allgem. Teil. Jena 1903.

Tretjakoff, D. Die Spermatogenese bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXV. 1905.

Vejdovsky. Zur vergl. Anatomie der Turbellarien II. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LX. 1895.

Waldeyer. Die Geschlechtszellen. In: Handbuch vergl. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. I. Hft. 1. Nr. 1. Jena 1903.

v. Wasilewsky. Die Keimzone in den Genitalschläuchen von Ascaris megalocephala. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLI. 1893.

Zacharias, O. Neue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsprodukte und den Befruchtungsvorgang bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXX. 1887.

Explication des figures.

Toutes les figures sont reproduites avec la plus grande exactitude d'après des dessins faits à la chambre claire avec object. 1/12, imm. hom. Reichert ocul. 4 tube tiré 200 mm, sauf les figures 1, 2, et 3 faites avec des grossissements moindres (obj. 1/12, imm. ocul. 2 ou 4, tube non tiré).

Planche XIV.

Fig. 1. Coupe transversale de l'utérus montrant entre les cellules épithéliales les sillons remplis de spermatozoïdes conoïdes.

Fig. 2. Phagocytose des spermatozoïdes conoïdes par les cellules à villosités de l'utérus. Deux corps réfringents ont déjà été englobés. Les karyosomes des noyaux se résolvent en grains projetés dans tous les sens en forme d'étoile, probablement sous l'influence d'une diastase.

Fig. 3. Cellule à villosité de l'utérus garnie de spermatozoïdes en dégénérescence. Les quatre types de van Beneden y sont répresentés.

Fig. 4. Formation du type sphéroïdal de van Beneden par rupture mécanique d'un type conoïde.

Fig. 5. Type sphéroïdal de van Beneden pris dans l'utérus entre les œufs.

Figs. 6, 7, 8. Spermatozoïdes mûrs de type conoïde.

Figs. 9, 10, 11. Types campanuliformes de van Beneden pris sur des cellules à villosités de l'utérus.

Figs. 12, 13, 14. Types pyriformes.

Figs. 12 et 14. La papille présente un espace clair.

Fig. 13. Un petit espace conique et brillant représente la place du corps réfringent dégénéré.

Figs. 15 et 16. Spermatozoïdes conoïdes avec vacuoles dans le corps réfringent dont l'un est plissé.

Fig. 17. Spermatozoïde conoïde à corps réfringent plissé.

Fig. 18. Spermatozoïde dont le corps réfringent s'est allongé par pression entre les cellules épithéliales de l'utérus.

Figs. 19, 20, 21. Spermatozoïdes en dégénérescense sur la coque des œufs.

Fig. 21. Le noyau présente un aspect spécial qui rappelle celui du pronucléus mâle.

Planche XV.

Fig. 22. Jeune spermatide présentant dans son plasma des sphérules à bâtonnet chromatique axial.

Fig. 23. Formation du cytophore.

Fig. 24. Vacuolisation du cytophore.

Fig. 25. Divers aspects de cytophores rejetés, en *a* et *d* cytophores vacuolisés, en *d* un grain chromatique dans la vacuole, en *b* et *c*, cytophores rejetés présentant l'aspect des «Zwischenkörperchen» d'Hertwig.

Fig. 26. Les sphérules ont pris une forme sphérique en perdant leur bâtonnet chromatique. Le corps mitochondrial a apparu autour du noyau.

Fig. 27. Les sphérules qui ont grossi gagnent la périphérie.

Figs. 28 et 29. Croissance des sphérules par fusionnement. En contact les unes avec les autres elles vont constituer une carapace continue autour de la spermatide.

Fig. 30. Apparition du lobe protoplasmique par effraction entre les sphérules (spermatide vue par sa surface et non par transparence comme dans les autres figures).

Figs. 31 à 37. Développement progressif du lobe protoplasmique.

Fig. 37. Le lobe protoplasmique complètement développé se vacuolise.

Figs. 38 et 39. Le lobe protoplasmique se pédiculise prêt à se détacher.

Fig. 40. Corpuscule résiduel provenant du détachement du lobe protoplasmique. Il présente des grains chromatiques disposés par petits groupes.

Fig. 41. Corpuscules résiduels; en *b* un grain chromatique; en *c* le lobe protoplasmique a entrainé avec lui trois sphérules réfringentes.

Fig. 42. Fusionnement des sphérules. La spermatide a subi la deuxième réduction plasmatique, a pris une forme hémisphérique. Le fusionnement des sphérules se produit surtout au pôle concave.

Figs. 43 et 44. Fusionnement progressif des sphérules jusqu'au nombre de 2 ou 3.

Fig. 45. Même stade que la fig. 44 vu en dessus.

Planche XVI.

Figs. 46, 47, 48. Le fusionnement des sphérules est complet pour constituer un corps réfringent en forme de coupe.

Figs. 49 à 56. Evasement des bords de la coupe en forme d'urne.

Fig. 57. Développement de la collerette.

Fig. 58. Allongement du corps réfringent et sortie de la masse protoplasmique qui va constituer la couronne.

Fig. 59. La couronne est presque complètement formée, la concavité du corps réfringent a à peu près disparu.

Figs. 60 à 63. Divers types de spermatozoïdes mûrs.

Fig. 64. Centriole en division dans l'aire nucléaire.

Figs. 65 et 66. Le centriole distal est uni au karyosome par un filament d'union.

Fig. 67. Spermatide dont le noyau présente un pôle clair muni d'un grain chromatique qui représente peut-être le centrosome.

Fig. 68. Le centriole distal semble prolongé par un petit filament.

Fig. 69. En *a*, *b*, *c*, *d*, noyaux de spermatides présentant un centriole distal réuni au karyosome par un filament d'union. En *e* noyau avec pôle clair et grain chromatique. En *f* le karyosome présente une vacuole claire.

Planche XVII.

Fig. 70. Division du noyau de la spermatide.

Fig. 71. Le noyau périphérique entraîne avec lui le centrosome.

Figs. 72 et 73. Le noyau périphérique gagne la périphérie de la spermatide.

Fig. 74. Le noyau périphérique présente un prolongement avec bouton terminal.

Fig. 75. Noyau périphérique formé d'une double masse chromatique.

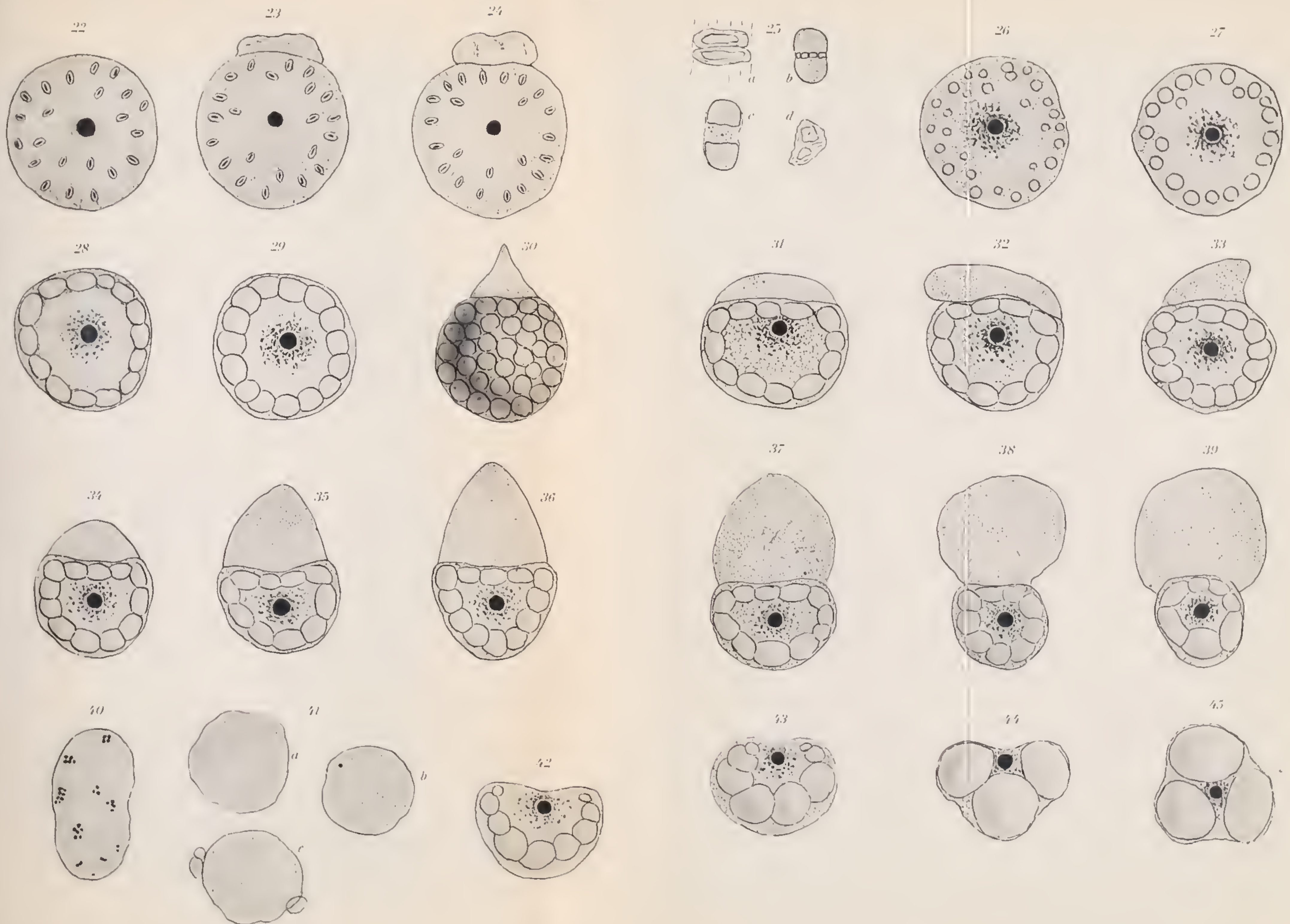
Fig. 76. Le noyau périphérique expulsé du corps de la spermatide y adhère encore par son bouton terminal.

Figs. 77, 78, 79. Présence des deux noyaux pendant la formation du lobe protoplasmique. Dans la fig. 78, le noyau périphérique possède un pôle clair.

Figs. 80 et 81. Apparition d'une sphère hyaline sur le noyau périphérique qui a gagné la surface de la spermatide et s'est aplati.

Fig. 82. Noyau périphérique volumineux et bilobé.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21



Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig


46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
66
67
68
69
a
b
c
d
e
f

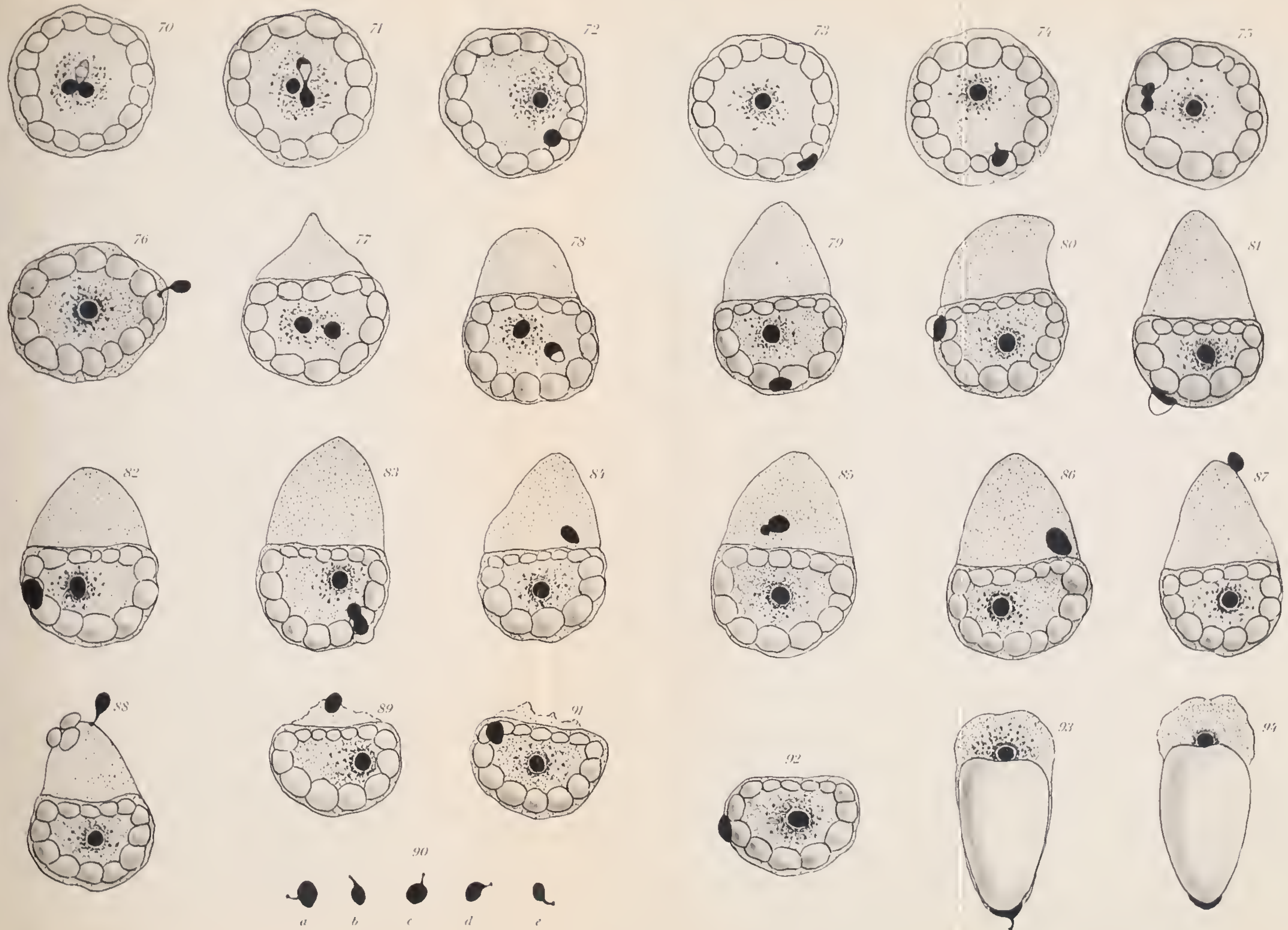

70
71
72
73
74
75
76
77
78
79
80
81
82
83
84
85
86
87
88
89
91
92
93
94
90
a
b
c
d
e

Fig. 83. Noyau périphérique double déterminant une protubérance à la surface de la spermatide et représentant peut-être la formation de la sphère hyaline.

Figs. 84 à 87. Le noyau périphérique entrainé par le lobe protoplasmique se trouve accidentellement éxpulsé.

Fig. 88. Le noyau périphérique est encore adhérent au lobe par le bouton terminal. Le lobe protoplasmique a entraîné également trois sphérules.

Fig. 89. Expulsion du noyau périphérique après la sortie du lobe.

Fig. 90. Noyaux périphériques expulsés qui se trouvent en grand nombre entre les spermatides.

Figs. 91 et 92. Présence des 2 noyaux dans la spermatide qui a effectué sa réduction plasmatique.

Fig. 93. Spermatozoïde de type conoïde présentant à la pointe de la papille une formation chromatique découverte par Scheben qui représente pour moi le noyau périphérique. Ce noyau a pris comme dans les figures 73, 80, 81, 92 une forme aplatie et présente un filament et un bouton terminal.

Fig. 94. Le noyau périphérique ne présente ni filament, ni bouton terminal.



Referate.

Brunelli, Gust. La Spermatogenesi della *Tryxalis* (Parte prima: Divisioni spermatogoniali). In: Memorie della Società italiana d. Scienze. Ser. 3a. Tomo XVI. p. 219—326. 1 Taf. 1910.

Brunelli gibt eine eingehende Darstellung der Spermatogonienteilungen von *Tryxalis*, wobei eine Reihe typischer Erscheinungen der Orthopterenspermatogenese wieder gefunden werden. Die Neigung der Chromosomen zur selbständigen Karyomeritenbildung, das Auftreten eines Längsspaltes in den Chromosomen der Anaphase, das Vorhandensein eines Heterochromosoms sind solche. An letzterem wird die auch schon anderweitig beobachtete »progressive Heteropyknose« (Brunelli) besonders evident, ein Terminus, mit dem der Verf. die merkwürdige Tatsache, daß das Heterochromosoma in den ersten Spermatogonien nicht zu identifizieren ist, ebensowenig in den ersten Generationen der sekundären Spermatogonien, daß aber von hier an seine Neigung zur Isolation und zum Kompaktbleiben immer stärker wird, um in den Spermatocyten den Höhepunkt zu erreichen, treffend bezeichnet. Für die Bedeutung der Heterochromosomen ist diese progressive Heteropyknose natürlich außerordentlich wichtig und Brunelli steht mit den vom Referenten ausgesprochenen Ansichten im besten Einklang, wenn er als Ursache derselben eine den Vermehrungsteilungen parallel gehende Steigerung trophochromatischer Substanzen — und damit natürlich trophischer Funktionen — annimmt, die im Zusammenhang stehen muß mit einer spezifischen Leistung in den Spermatocyten. — Ungewöhnlich am Verhalten der Heterochromosomen von *Tryxalis* ist, daß sie auf den Stadien der bläschenförmigen und später der kompakten Individualisation birnförmig in einer tief in den Kern einschneidenden Furche liegen. Brunelli stellt eine anschließende Bearbeitung der Spermatocyten von *Tryxalis* in Aussicht, von deren überaus günstigen Elementen der Referent an den schönen Originalpräparaten Brunellis sich überzeugen konnte.

P. Buchner (München).

Jordan, H. E. The germinal spot in Echinoderm eggs. In: Publ. Carnegie Instit. 102. p. 1—12. 13 Textfig. 1910.

Jordan hat schon 1908 die Hinfälligkeit der Hartmann-Güntherschen Ansicht dargetan, nach der die Chromosomen des reifenden *Asterias*-Eies dem Nucleolus entstammen und das Kerngerüst während der Wachstumsperiode völlig frei von Tetradenfiguren ist. Er hat aber doch angenommen, daß bei *Asterias forbesii* eine gewisse Lagebeziehung zum Nucleolus vorhanden ist, und daß dieser Substanzen an die unabhängig von ihm entstandenen Tetraden abgibt. Nun berichtet er, daß bei *Ophiocoma pumila* auch dies in Wegfall kommt und die Tetraden lediglich vom Kerngerüst stammen. Aber es soll doch auch das andere Extrem, die Annahme Hartmanns, bei gewissen Formen verwirklicht sein: Bei *Echinaster crassispina* entstehen die Chromosomen

lediglich aus dem Nucleolus. Ich bin jedoch der Überzeugung, daß diese Annahme nicht das Richtige trifft. *Echinaster* besitzt dotterreiche Eier; die jungen Ovocyten enthalten einen gewöhnlichen Nucleolus. Dieser wächst später beträchtlich, lockert sich in einzelne Schollen, die endlich in Menge den ganzen Kern durchsetzen und hin und wieder tetradenähnliche Form besitzen. Im Kernreticulum aber finden sich sowohl während der Auflockerung als auch nach derselben Chromatinsegmente. Sie stellen sicher die vom Nucleolus unabhängigen, durch die Wachstumsperiode sich erhaltenden Chromosomen dar, die für ein Echinodermenei aber ungewöhnlichen Nucleolarverhältnisse stehen in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Dotterreichtum des Eies. Ist ja auch die Zahl der Pseudotetraden eine viel zu große, als daß sie sich in das, was wir von Chromosomenzahlen in dieser Gruppe wissen, einfügen ließe. Jordan ist übrigens in seiner Schilderung selbst nicht ganz sicher, und verspricht, die interessante Form noch eingehender zu studieren. Die Untersuchung der Nucleolarverhältnisse der Echinodermen in einer Materialreihe, die vom dotterarmen *Echinus*- oder *Asterias*-Ei durch möglichst viele Übergänge zu einem dotterreichen, der Brutpflege bedürfenden Ei führt, verspricht interessante Aufschlüsse über die Wechselbeziehungen zwischen Nucleolarsubstanz und Deutoplasma.

P. Buchner (München).

Wiemann, H. L. A study in the germ cells of *Leptinotarsa signaticollis*. In: Journ. Morph. Vol. XXI. p. 135—216. Mit 69 Fig. 1910.

Der Schilderung der Chromosomenverhältnisse geht eine eingehende Betrachtung über Bau und Entwicklung von Ovar und Hoden voraus; die Nährzelleinrichtungen, die Wandlungen des Nährstroms und andres stimmt mit der kürzlich erschienenen Untersuchung Hegners über die Ernährung eines andern Chrysomelideneies (vgl. Ref.) gut überein. Das Material des Nährstroms stammt von basisch reagierenden Granulis, die aus dem Kern ausgetreten sind. Bemerkenswerte Angaben werden über die Reaktionsverschiebungen gemacht, die — wie in vielen andern Fällen — die Komponenten der Eizelle während der Wachstumsperiode erleiden. Zuerst sind basisch sich färbende Nucleolen und Chromosomen in ein farbloses Reticulum gebettet; dann erhalten die Chromosomen eine intensive saure Reaktion, die sich im reifen Ei auf alle Kernteile ausgebreitet hat, bis auf die Nucleolen, die sich basisch färben.

Neben den 16 bivalenten Chromosomen der ersten Reifeteilung finde sich im Hoden ein wie immer vorher kompakt gebliebener »Nucleolus«[1]), bei *L. signaticollis* aus zwei gleichgroßen, bei *L. decemlineata* aus zwei verschieden großen Komponenten zusammengesetzt, der in der ersten Teilung eingeteilt bleibt, in der zweiten der Länge nach durchgeschnürt wird. Wiemann stimmt, was die übrigen Chromosomen betrifft, für eine Längskonjugation.

P. Buchner (München).

Lutmann, B. F. The spermatogenesis of the Caddis-Fly (*Platyphylax designatus* Walker). In: Biol. Bull. Vol. XIX. p. 55—72. Mit 2 Taf. 1910.

Bisher hat es nur wenige Notizen über die Spermatogenese der Trichopteren gegeben. Lutmann gibt nun zum erstenmal eine eingehendere Darstellung davon,

[1]) Es wäre an der Zeit, den in der amerikanischen Literatur immer noch so oft wiederkehrenden Terminus »Nucleolus« für Heterochromosom zu verlassen.

ohne allerdings das hübsche Objekt, das der Ref. aus eigner Anschauung kennt, völlig dabei auszunutzen. Jede Ursamenzelle teilt sich fünfmal, so daß je 32 Zellen von gleicher Herkunft in einer Cyste liegen und sich streng synchron verändern. Es folgt in den 32 Zellen die Wachstumsperiode, ein Spirem, eine polare Orientierung, Segmentation in Tetraden, die allmählich sich zu X-, U- und 8-Formen kondensieren und deren Zahl in der ersten Reifeteilung sich auf 30 beläuft. Eine dieser Tetraden jedoch ist von den andern gesondert zu betrachten. Sie läßt sich zurückführen auf einen nucleolenförmigen Körper, der sich in das Spirem als eine verdickte Stelle kontinuierlich einfügt, hier sich längsspaltet (früher als das übrige Spirem), und eine Tetrade bildet, die sich lange Zeit von den übrigen durch ihre Form und Dichte unterscheidet. In der Äquatorialplatte aber entschwindet sie dem Auge des Untersuchers. Da Lutmann stets 30 Tetraden zählt und weder in der ersten noch in der zweiten Reifeteilung ein nachschleppendes oder ungleich sich teilendes Chromosom findet, muß er annehmen, daß diese abnorme Tetrade auf die vier Spermien sich gleich verteilt und hier die Geschlechtsbestimmungshypothese ihrer morphologischen Grundlage entbehrt. Andre Erfahrungen (z. B. *Helix*) lassen etwas Derartiges wohl möglich erscheinen. Anderseits habe ich bei einem andern Trichopteron (*Limnophilus*) die ungleiche Verteilung eines Heterochromosoms häufig beobachtet und auch abgebildet (das akz. Chromosom usw. 1909). Die merkwürdige Verteilung der Mitochondrien, die den Anlaß zu diesen Figuren gab, hat Lutmann nicht beobachtet, er beschreibt lediglich einen chromatischen Körper in den Ruhestadien der Zelle. **P. Buchner** (München).

Guyer, M. F. Accessory chromosomes in man. In: Biol. Bull. Vol. XIX. p. 219—234. Mit 1 Taf. 1910.

Guyer kommt bei der Feststellung der Zahl der menschlichen Chromosomen, über die bekanntlich die widersprechendsten Angaben vorliegen, zu der Zahl 22. In den Äquatorialplatten der Spermatogonien liegen zwei von diesen 22 Chromosomen — ein größeres und ein etwas kleineres — etwas abseits, mit einem vacuolenähnlichen hellen Hof umgeben. Sie stellen die akzessorischen Chromosomen dar. In der Spermatocyte erster Ordnung finden sich dann zehn Tetraden und das Heterochromosomenpaar. Bei ihrer Teilung eilt dieses Paar den Autosomen voraus nach nur einem Pol. Für die Autosomen ist dies die Reduktionsteilung. Vor der zweiten Reifeteilung, einer Äquationsteilung, legen sich die zehn Autosomen jedesmal paarweise zusammen, so daß sich nun in der einen Sorte von Äquatorialplatten fünf bivalente Körper finden, in der andern sieben Körper, von denen fünf bivalent, zwei die akzessorischen Chromosomen sind. Diese letzteren teilen sich diesmal auch beide, so daß nach dieser Darstellung ganz nach dem Schema vieler Arthropoden das menschliche Sperma aus Spermien mit zehn und solchen mit zehn und zwei ungleichgroßen Heterochromosomen sich zusammensetzt. Angenehm berührt die Vorsicht, mit der Guyer sich bezüglich der Bedeutung für die Geschlechtsbestimmung ausdrückt: It is probable, that . . . the accessory chromosomes are in some way associated with the determination of sex. Eingangs erwähnt er, daß er nun auch das Vorhandensein von Heterochromosomen in der Ratte habe feststellen können, eine Untersuchung, die augenblicklich von einem seiner Schüler angestellt wird. Vielleicht erinnert sich der eine oder andere Leser, daß ich gelegentlich eines Referats über die Regaudschen Untersuchungen bemerkt habe, daß ich die Identität des Lenhossékschen Körpers mit Heterochromosomen für sehr wahrscheinlich gehalten habe. **P. Buchner** (München).

Van Mollé, J. La manchette dans le spermatozoïde des Mammifères. In: La Cellule. Tome XXVI. p. 425—443. 1 Taf. 1910.

Van Mollé untersucht die Genese der Schwanzmanschette der Wirbeltierspermatiden. Bei dem Eichhörnchen, dem Meerschweinchen, dem Maulwurf und der Ratte findet er Kerne, die im Äquator eine rundumlaufende hernienartige Aussackung besitzen. Diese bildet, indem sie länger und schmäler wird, die Manschette, die also aus zwei streckenweise bei endgültiger Ausbildung dicht anliegenden Kernmembranen besteht und als Inhalt Kernsaft besitzt. Er tritt damit in Gegensatz zu Meves-Duesberg, die eine Differenzierung des Plasmas in der Manschette sehen wollen, und glaubt, daß bei allen Wirbeltieren die Manschette nach der von ihm angegebenen Weise gebildet wird. Während bisher weiterhin die herrschende, allerdings stets rätselhafte Ansicht der Autoren war, daß das sonderbare Gebilde wieder völlig verschwindet und am definitiven Aufbau des Spermiums keinerlei Anteil nimmt, bleibt es nach van Mollé im Zwischenstück erhalten und spielt zum mindesten hier die Rolle einer Verbindung zwischen dem Kopf und dem eigentlichen, vom Centriolenapparat gebildeten Zwischenstück.

P. Buchner (München).

Buchner, P. Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten in Reifung, Befruchtung, Keimbahn, Ovogenese und Spermatogenese. In: Festschrift für R. Hertwig. Bd. I. S. 233—288. Mit 6 Taf. Jena 1910.

Der erste, der mit neuen Mitteln an die alte Frage vom Keimplasma der Chätognaten herantrat, war Elpatiewsky, als er 1909 eine vorläufige Mitteilung über die »Urgeschlechtszellenbildung bei Sagitta« im Anat. Anz. veröffentlichte (siehe Ref.). Über meine eignen, damals fast völlig feststehenden Beobachtungen zum gleichen Thema teilte ich an gleicher Stelle Beginn 1909 einiges mit (»Keimbahn und Ovogenese von Sagitta«). Miss Stevens' gleichzeitig mit mir in Neapel angestellte Studien erschienen in der zweiten Hälfte dieses Jahres (Further Studies on Reproduction in Sagitta; Journ. of Morph.), nicht lange vor meiner nun vorliegenden ausführlicheren Darstellung.

Elpatiewsky hatte vermocht, die Keimbahn der Sagitten von jenen zwei Urgeschlechtszellen, die O. Hertwig in der Gastrula des Tieres auftreten sah, zurückzuführen bis auf das abgelegte Ei. Ich konnte seine Beobachtung, daß in diesem ein Körper liege, der so lange sich ungleich verteile, bis er in die Mutterzelle jener beiden Urgeschlechtszellen gelangt, völlig bestätigen; der vorher kompakte rundliche Körper zerfällt allmählich bei der letzten Soma und Keimplasma differenzierenden Teilung in einzelnen Schollen. Hierbei spielt eine wichtige Rolle das Centriol und seine Strahlenzone. Während vorher der Körper neben dem Spindelapparat liegend, scheinbar ziemlich wahllos in die eine oder andere Zelle übernommen worden ist, rückt er bei dieser Teilung mitten in das Sphärenplasma, derart, daß eine merkwürdige Mitose entsteht, die auf der einen Seite eine prächtige Strahlung zeigt, auf der andern keine Spur von einer solchen, wohl aber an ihrer Stelle jenen in Schollen sich lösenden Körper. Die offenbare Lähmung dieser Hälfte des Teilungsapparats hat auch in unmittelbarem Gefolge, daß die Mitose exzentrisch liegt und die abgeschnürte Keimbahnzelle viel kleiner wird.

Auseinandergehen unsre Ansichten völlig bezüglich der Frage nach der Herkunft des Körpers. ELPATIEWSKY hat in seiner vorläufigen Mitteilung eine Entstehung de novo im abgelegten Ei angenommen. Mir ist es gelungen, die erste Anlage des Keimplasmas noch tief in das Ovar des mütterlichen Tieres hineinzuverlegen. In eine noch recht junge Ovocyte wandert eine Zelle des dem Ovar anliegenden Epithels ein, mit einem Netz, das an der distalen Oberfläche des Epithels liegt und dessen Bedeutung (ob elastisch oder nutritiv) nicht sicher ist, stets durch einen stark tingierten feinen Faden, später einen dicken Strang verbunden. Der Kern dieser Zelle liegt vollkommen im Plasma des Eies und daß auch das Plasma der Wanderzelle seine Individualität während der Wachstumsperiode aufrecht erhält, beweisen Bilder, die es später, wenn das Plasma der Eizelle stark vacuolisiert und dotterbeladen ist, scharf dagegen abgesetzt erscheinen läßt. Etwa zu der Zeit, wo das Ei seine dickwandige Hülle vollendet, degeneriert die Wanderzelle pyknotisch. Die Hülle bleibt an dieser Stelle unterbrochen, so daß die Mikropyle dort mündet, wo im Ei die degenerierte chromatische Kugel liegt. STEVENS hat jene Zelle und begleitende Details, auf die ich nicht eingehe, schon früher beschrieben, meiner Ansicht nach aber das Spermium, das sie stets dort einwandern sieht, mit Bruchstücken des Verbindungsfadens, den sie nicht fand, verwechselt. Sicher dringt jedoch das Spermium an dieser Stelle ein, die Richtungskörperbildung geschieht stets genau gegenüber der degenerierenden Zelle, so daß schon in der jungen Ovocyte der vegetative Pol durch jene Wanderzelle gekennzeichnet ist; so kommt es auch zustande, daß später der »besondere Körper« von ELPATIEWSKY stets gegenüber den Richtungskörpern zu finden ist.

Diese auf den ersten Augenblick merkwürdige Keimbahnbestimmung ist meiner Ansicht nach eine sehr allgemeine. Ich stelle im allgemeinen Teil die These auf, daß überall, wo wir eine Determination des Keimplasmas durch plasmatische Einschlüsse kennen, diese nicht ein Produkt des Eies sind, sondern fremdzelliger chromatischer Natur, derart, daß entweder eine einzige Zelle einwandert und zerfällt (*Sagitta*, viele Daphniden [vgl. WEISMANN und ISCHIKAWA, 1889], parasitische Hymenopteren, vielleicht *Myzostoma*, *Moina* nach LEPESCHKIN usw.), oder ein Teil des fremdzelligen Nährstroms, der dem ganzen Ei zugute kommen kann, auf einer ursprünglicheren Stufe der Dotterumwandlung stehen bleibt (viele Insekten). Ich habe hierfür den Terminus einer trophogamen Keimbahnbestimmung [1]) vorgeschlagen. Daß Tiergruppen, die keinerlei Nährzellgruppen besitzen, also z. B. Echinodermen, nirgends eine derartige Keimbahn aufweisen, wird durch einen solchen Zusammenhang selbstverständlich. Bezüglich des Versuchs, die Keimbahnbestimmung durch Teile des Kernes mit diesem Modus in Einklang zu bringen, siehe das Original. Ich sehe in allem, was die Keimbahn, sei es im Kern oder im Plasma, vom Soma trennt, Substanzen von trophischer Bedeutung.

Auch über das spätere Schicksal der fremden Kernreste bin ich mit ELPATIEWSKY nicht einig. Er meint, daß sie mit ihrer Verteilung auf die vier Urgeschlechtszellen allmählich verschwanden. Ich glaube sie in mitochondrialer Form durch die weitere Entwicklung der Geschlechtsdrüse verfolgen zu können und halte es sogar für möglich, daß sie in der späteren Ovogenese, also zu einer Zeit, in der bereits ein neuer Wanderkern im Ei liegt, noch eine wichtige Rolle spielen. *Sagitta* gehört zu den wenigen Tieren, deren Eier in der Regel keinerlei typischen Nucleolarapparat besitzen (*Dytiscus*, *Gryllus*,

[1]) Nicht »Trophospermie«, wie R. GOLDSCHMIDT in diesem Band des Archivs S. 35 aus Versehen angab.

Sagitta). Ersetzt wird er bei *Sagitta* durch einen merkwürdigen gitterkugelförmigen Belag des Kernes, über dessen Entstehung und allmähliche Veränderungen man das Original einsehen möge. Ich bringe eine Reihe von morphologischen Tatsachen und Überlegungen, die eine Ableitung dieser Struktur von den sich an den Kern anlegenden Keimbahnchromidien zum mindesten diskutabel erscheinen lassen müssen. Für solche, den Nucleolarapparat des Eies ersetzende Substanzen schlage ich den Ausdruck »nucleoloide Substanz« vor, und möchte also, ohne Rücksicht auf die Herkunft der betreffenden Stoffe, die Gitterkugel des *Sagitta*-Kernes, den GIARDINAschen Körper, das Heterochromosom von *Gryllus* und ähnliche Dinge hinsichtlich ihrer Funktion im wachsenden Ei vorläufig zusammengefaßt wissen.

Eine weitere, verlockende Fragestellung bei dem Studium der Sagittenkeimbahn betrifft die Differenzierung der ♀ und ♂ Geschlechtsdrüse. Nach O. HERTWIGS klassischer Chätognatenmonographie entstehen ja aus jeder der beiden indifferenten Urgeschlechtszellen je eine Ursamenzelle und eine Ureizelle. Ich habe bis jetzt in diesem Stadium, in dem die Wege der Geschlechter sich trennen, keinerlei differenzierenden Faktor konstatieren können. ELPATIEWSKY meint, daß die Quantität der die Keimbahn begleitenden Substanzen eine verschieden große in beiden Fällen sei. Ich muß nach meinen Beobachtungen dies dahingestellt sein lassen. Die beiden Mitosen verlaufen zu etwas verschiedenen Zeiten. Das führt ELPATIEWSKY auf ihr verschieden stark beladenes Plasma zurück und meint also, daß die beiden von je einer Mitose stammenden Tochterzellen je einen Hoden, je ein Ovar bilden; nach O. HERTWIGS Befunden aber geben je eine Tochterzelle auch in den beiden Mitosen je eine gleiche Drüse. Damit wäre aber das verschiedene Tempo der Teilung keine Erscheinung, die die Differenzierung der Geschlechter begleitet und in dieser Auffassung müssen wir unbedingt bestärkt werden, wenn wir bei KAHLE (1908) finden, daß die beiden Keimbahnzellen der Cecidomyidenlarven, die ebenfalls ihr Plasma mit specifischen chromatischen Massen beladen haben, nachdem sie genau die gleiche Zahl von Teilungsschritten hinter sich haben wie jene bei *Sagitta*, sich wie diese in ganz ungleichem Tempo in vier teilen. Hier aber ist außer allem Zweifel, daß alle vier Urgeschlechtszellen e i n e s Geschlechts sind. **P. Buchner** (München).

FAURÉ-FREMIET, E. Etudes sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. In: Arch. d'Anatomie microscop. Tome XI. p. 455—649. 4 Taf. 1910.

Dem ersten Teil der Abhandlung über die Mitochondrien der Protozoenzelle geht eine Untersuchung über die S t r u k t u r d e r G r u n d s u b s t a n z voraus, in die eingebettet sie sich finden. Fast durchweg findet der Verf. hierbei das Cytoplasma im lebenden Zustande völlig homogen, durch die verschiedenen Chemikalien aber wird neben der Fixation tatsächlich vorhandener Einlagerungen eine Reihe künstlicher Bildungen hervorgerufen. Das gleiche Objekt weist je nach Wahl der Agentien eine fast homogene Struktur, ein hübsches Netzwerk, Granulationen usw. auf. Nur bei wenigen Ciliaten begegnete FAURÉ-FREMIET ein Protoplasma, das aus zwei flüssigen Substanzen — einer dichten, die ein weites Netzwerk mit dicken Wänden darstellt, und einer dünnen, die diese umspült, — zusammengesetzt war (*Loxodes*). Eine merkwürdige Differenzierung zeigt außerdem das Plasma bei *Stentor*, *Nassula* und *Urostyla*. Im lebenden Zustand sieht man nämlich, daß dasselbe neben Mitochondrien und andern Einschlüssen dichtere, stark lichtbrechende Massen enthält, die aus einzelnen, spindel-

förmig angeschwollenen, gelegentlich anastomosierenden Fasern bestehen. Bei *Nassula* und *Stentor* wird hiervon das Plasma fast gleichmäßig erfüllt, bei *Urostyla* aber liegen sie in Strömen, die sich trennen und wieder vereinigen, die Vacuolen umgreifen und das Ectoplasma entlang ziehen. Keinerlei Fixation konnte jedoch diese Strukturen sichtbar machen.

Überall sind nun — nach Fauré-Fremiet — in einer derartigen Basis im Protozoenkörper Mitochondrien zu finden, die teils homogene Kugeln und Stäbchen, teils Bläschen mit einer dichteren Wand darstellen. Amöben sind vollgepfropft mit einer Unmenge Granula, die sich mit Osmium grau färben und hierher gehören sollen, bei *Cochliopodium* färben sie sich mit Eosin; die Chromidialsubstanz der Arcellen hält er für möglicherweise ebensolche Sphäroblasten, wie er früher seine Protozoenmitochondrien nannte. Bei Flagellaten hat schon Kunstler als »sphérules« Mitochondrien beschrieben, die mit Vorliebe eine subpelliculare Schicht bilden (*Heteromitus*), Prowazek hat (1903) analoge Gebilde, die die Wand des Infundibulums bei *Chilomonas* auskleiden, mit Eisenhämatoxylin dargestellt; bei *Polytoma* hat er weiterhin eine oberflächliche Mitochondrienschicht gefunden. Was die Ciliaten anlangt, so ist hier Form und Verteilung eine sehr einheitliche. Von *Glaucoma piroformis* hat der Verf. schon 1906 unter der Pellicula eine Schicht regelmäßig parallellaufender Mitochondrienstäbchen und vereinzelte Körner und Stäbe im Endoplasma bekannt gemacht. *Paramaecium caudatum* und die Vorticelliden haben die Gebilde zahlreich im ganzen Körper zerstreut; *Trachelius ovum* vor allem in Längszügen zwischen den Wimperreihen. Diese oft wiederkehrenden regelmäßigen Lagebeziehungen zur Oberfläche weisen schon auf speziellen Zwecken dienende Differenzierungen hin. Bei den Vorticelliden, deren kontraktile Vacuole indirekt durch einen besonderen gewundenen Ausführungsgang entleert wird, ist dessen Wand dicht besetzt mit Mitochondrien, die viel deutlicher sichtbar sind als die im Plasma, die das Licht stärker brechen und die Farben viel zäher zurückhalten (Schroeder, 1906). Kunstler hat eine analoge Struktur für die Wand der kontraktilen Vacuole selbst bei einem Flagellaten beschrieben. Als mit den gleichen Kugeln besetzt schilderten Kunstler und Prowazek auch den komplizierten Buccalapparat bei *Cryptomonas* und *Chilomonas*.

Bei den Vorticelliden zieht längs der kontraktilen Muskelfaser des Stieles eine einzeilige Körnerreihe, bei *Carchesium* und *Zoothamnium* ein breiter Zug von Körnern (Maier, 1903; Schroeder, 1906). Dinge, die auch der Verf. bestätigen konnte und in die gleiche Reihe der Erscheinungen stellt, zumal sich hier jedermann die Parallele mit dem Verhältnis zwischen Schwanzfaden und Mitochondrien in der Spermatide aufdrängt. Ein weiteres Analogon bietet der kontraktile Tentakel von *Noctiluca*. Schon 1878 hatte Vignal diesen quergestreiften Anhang als von einer Schicht Granula begleitet, beschrieben, Fauré-Fremiet kann dies mit einer hübschen Figur bestätigen. Die Frage, ob auch die Längsmuskelfasern der Vorticelliden — entsprechend der Ansicht neuerer Autoren über die Entstehung der Metazoenmuskelfaser — auf verschmolzene Mitochondrien zurückgeführt werden darf, läßt der Verf. noch offen.

Teilung der Protozoenmitochondrien. Angaben über Körner, die Stäbchen- oder Biskuitform annehmen und sich so teilen sollen, enthält die Protozoenliteratur nicht wenige. Auch Fauré-Fremiet nimmt sie als Teilungsfiguren seiner Mitochondrien in Anspruch und findet, daß dabei ein gewisser Synchronismus besteht in der Teilungsform der Mitochondrien und der Teilung des Kernes. Drei nach dem Leben gezeichnete Stadien von *Carchesium* (Teilung ein und desselben Mikronucleus) scheinen diese Ansicht zu beweisen. 1. Der Mikronucleus noch fast auf dem Stadium

der Äquatorialplatte — die Mitochondrien ringsum kugelig; 2. die Chromosomen an beiden Enden des spindelförmigen Kernes konzentriert — die Mitochondrien teils Stäbchen, teils in deutlicher Hantelform; 3. Teilung noch weiter fortgeschritten — Mitochondrien kleiner und wieder rund. Auch an färberischen Differenzen, die auf tiefgehende physiologische Wandlungen schließen lassen, fehlt es nicht. Bei *Paramaecium* scheint sogar eine Umformung in deutoplasmatische Substanzen vor sich gehen zu können.

Schon in diesem Teil seiner zum größeren Teil aus Literaturstudien bestehenden Untersuchung will der Verf. von Zusammenhängen der Mitochondrien und der Kernsubstanz nichts wissen. Die eigentliche Chromidienliteratur (Hertwig, Schaudinn, Goldschmidt usw.) behandelt er fast nicht oder gar nicht. Die Doppelkernigkeitslehre schätzt er wenig hoch ein; daß der Infusorienmakronucleus kein trophisches Chromatin sein kann, belegt er durch den Nachweis seiner gleichzeitigen Mitochondrien, von denen er aber fest versichert, daß sie keinerlei chromatische Bildung seien. Die Logik dieser Beweisführung ist mir nicht zugänglich. Wenn jene Sphäroblasten keine Mitochondrien im Sinne Goldschmidts und Popoffs sind, das will sagen, kein Chromatin und keine auf chromatischer Grundlage entstandene Substanz sind, dann ist doch wohl die Rolle des trophischen Kernes damit nicht vergeben [1]).

Der zweite Teil über die Mitochondrien der Geschlechtszellen ähnelt dem ersten insofern, als in gleicher Weise eine breite Darstellung der Literatur die eignen Beobachtungen ganz in den Hintergrund drängt und daß diese von einem ausgeprägt einseitigen Standpunkt geleitet wird. Wenn auf fast 100 Seiten, die, wie gesagt, großenteils Literaturangaben enthalten, die Anschauung vom nucleären Ursprung der Mitochondrien der Geschlechtszellen mit ein paar Zeilen abgetan wird, die keine Argumente enthalten, sondern den Vorwurf schlechter Präparate (Wassilieff) oder übereilter Theorien (Popoff), ihre hauptsächlichen Stützen aber kaum oder gar nicht genannt werden, so hat damit Fauré-Fremiet seiner Abhandlung den Charakter einer Parteischrift gegeben. Koltzoffs lichtreiche Ausführungen über die formgebende Bedeutung der Mitochondrienderivate in Samenzellen werden mit ein paar Worten abgetan. Wer zu diesem Resumé über den Stand der Mitochondrienfrage als zu einer einführenden Orientierung in ihre Tatsachen und Theorien greift, wird eine falsche Vorstellung bekommen. Das ist zu bedauern, denn anderseits ist ein großer Teil des Materials unter gut gewählten Gesichtspunkten zweckmäßig zusammengetragen.

Bezüglich einer Reihe originaler Angaben über färberisches Verhalten nach verschiedenen Fixationen als Weg zur Erkenntnis der chemischen Zusammensetzung der Mitochondrien und über die Ovogenese von Julus verweise ich auf das Original.

P. Buchner (München).

Hoven, H. Sur l'histogénèse du système nerveux péripherique chez le poulet et sur le rôle des chondriosomes dans la neurofibrillation. In: Arch. Biolog. Tome XXV. p. 427—492. 2 Taf. 1910.

Bereits in sehr jungen Zellen des neuralen Epithels, noch vor Bildung eines Neuralrohrs, also am zweiten Tage der Bebrütung, die keinerlei Differenzierung in spezifische nervenbildende Elemente erkennen lassen, und sich in reger Teilung befinden, sind

---

[1]) Trotzdem nennt Duesberg in einer neuen Arbeit in diesem Bande des Archivs diese Feststellungen Fauré-Fremiets »la ruine définitive« der Kerndualismuslehre!!

— außer einem Diplosom — zahlreiche Chondriokonten mit Hilfe der Benda-Methode darzustellen. Erst am dritten Tag kann man von eigentlichen Neuroblasten sprechen, die den Nervenzellen des Medullarrohrs auf verschiedene Weise den Ursprung geben können; teils sind sie ursprünglich unipolar und werden später bipolar, teils sind sie zunächst bipolar und wandeln sich direkt oder indirekt, d. h. indem sie ein unipolares Stadium passieren, in multipolare um. Diese Elemente, wie der übrige — Gliazellen liefernde — Teil sind immer noch mit den Chondriokonten beladen. Wie dies schon Meves beobachtet hat, liefern sie, begleitet von chemischen und morphologischen Wandlungen, die Neurofibrillen. Anfangs lassen sich diese lediglich mit der specifischen Färbung des Mitochondrialapparats färben. In einer folgenden Periode gelingen mit einem Male auch die Methoden der Neurofibrillenfärbungen, in einer dritten allein die Imprägnation mit Silbernitrat. Ein Teil der Chondriokonten aber bleibt hierbei unverwendet und besteht in Form von Granulationen oder um den Kern orientierter Stäbchen in der erwachsenen Nervenzelle. Sie entsprechen wahrscheinlich — ich zitiere den Autor — den Elementen, die in den Ganglienzellen von Golgi (Apparato reticolare), Kopsch (Binnennetz) usw. beobachtet wurden, und liegen zwischen den Nisslschen Körnern, die beträchtlich später, wenn die Chondriokonten großenteils verschwunden sind, erst erschienen. Daß ein Austritt der die Fibrillen bildenden Substanz aus dem Kern in chromatischer Form zu dieser Zeit nicht statthat, ist nun wohl sicher. Wenn aber die Chondriokonten bereits in den ersten Furchungszellen, ja selbst im Ei enthalten sind, so spricht diese Tatsache nicht — wie Hoven meint — gegen ein chromatisches Ausgangsmaterial der Chondriokonten, sondern macht letzteres sogar wahrscheinlicher.

P. Buchner (München).

Samssonow, N. Über die Beziehungen der Filarmasse Flemmings zu den Fäden und Körnern Altmanns nach Beobachtungen an Knorpel-, Bindegewebs- und Epidermiszellen. In: Arch. mikr. Anat. Bd. LXXV. S. 635—641. 1 Taf. 1910.

Meves, Fr. Zur Einigung zwischen Faden- und Granulalehre des Protoplasmas. Beobachtungen an weißen Blutzellen. In: Arch. mikr. Anat. Bd. LXXV. S. 641—658. 1 Taf. 1910.

Meves hat sich bekanntlich schon früher (1908) dahin ausgesprochen, daß die Flemmingschen Fila identisch seien mit Chondriokonten und daß in Mitochondrien zerfallene Chondriokonten Altmann veranlaßt haben, der Flemmingschen Ansicht vom fädigen Bau des Protoplasmas seine Granulahypothese entgegenzusetzen. Durch Untersuchungen seines Schülers Samssonow an Bindegewebszellen, Knorpel- und Epidermiszellen und durch eigne an weißen Blutzellen hat er nun die Überzeugung, daß beide Ansichten aufs beste harmonieren und tatsächlich in eine zusammenfallen, noch bedeutend gefestigt, denn sowohl mit specifischer Mitochondrienfärbung als auch mit der Altmannschen Methode ließ sich in den betreffenden Zellen stets nur einerlei Struktur darstellen: gerade oder gebogene Fäden und Körnchen. Die Ehrlichschen Körnelungen in Leucocyten aber haben damit unmittelbar nichts zu tun. Hier erhebt Meves mit Recht den Vorwurf, daß die primäre Mitochondrialsubstanz einerseits und chemische Umwandlungsprodukte derselben, wie Pigment, Fett, Secret usw. andrerseits, keineswegs immer genügend scharf auseinandergehalten worden sind. Der Ge-

brauch eines eignen Terminus für diese letzteren, wie »paraplastische Substanz«, »Paraplasten« (Kupffer, 1896) erweist sich hier in letzter Zeit als ein Bedürfnis. Unter diesen Begrfif würde dann auch die Ehrlichsche Körnelung fallen, als einem auf mitochondrialer Grundlage entstandenen, secretartigen Bestandteil des Protoplasmas.

Gegen diese Homologisierung wird kaum erheblich Einspruch erhoben werden, sie muß im Gegenteil als ein Schritt zur einheitlichen Auffassung in prinzipiellen Dingen der Zellenlehre mit Freuden begrüßt werden. Anders steht es nach der Meinung des Referenten mit der Frage, ob damit auch über die letzte uns zugängliche Elementarstruktur der lebendigen Substanz etwas gesagt ist. Meves neigt dazu, dies zu bejahen. Die Chondriosomen erscheinen ihm überall in eine homogene Masse eingelagert. »Ob neben den Chondriosomen bzw. ihren Differenzierungsprodukten feine Faden- oder Netzwerke . . . als natürliche Bildungen existieren, muß als eine sehr schwierige Aufgabe bezeichnet werden.« Mit dieser einen Fußnote anulliert Meves aber den größten Teil der modernen Zelliteratur auf eine etwas zu bündige Weise. Fordern ja schon allein die Strahlungen, die in den vorliegenden Leucocyten zu beobachten sind, eine weitere strukturelle Differenzierung, aus der sie ihren Ursprung nehmen konnten. Die Mehrzahl der Zellforscher wird immer noch die Mitochondrien für Einlagerungen körniger oder fädiger Natur in ein wabig strukturiertes Protoplasma halten und ein Teil wird auch, soweit er nämlich auf einem nucleären Ursprung der Mitochondrien bestehen bleibt, mit der Bezeichnung eines »genuinen« oder »Elementarbestandteils« des Protoplasmas nicht einverstanden sein.

P. Buchner (München).

Erhard, Hub. Über den Aufbau der Speicheldrüsenkerne der *Chironomus*-Larve. In: Arch. mikr. Anat. Bd. LXXVI. S. 114—124. 1 Taf. 1910.

Was die feinere Morphologie der *Chironomus*-Speicheldrüsenkerne betrifft, bestätigt Erhard Balbianis Angaben, auch in bezug auf die Struktur des Kernfadens. Hier haben ja von jeher Meinungsverschiedenheiten bestanden und erst vor kurzem ist van Herwerden der alten Balbianischen Auffassung von einer Zusammensetzung aus Scheiben mit der Ansicht entgegengetreten, der Faden bestünde aus einem kontinuierlichen blassen Cylinder und einer spiralig um diesen laufenden Fibrille (vgl. das Referat im Archiv). Die Vorstellungen, die Erhard über den Chemismus des Kernes sich gebildet, sind jedoch andre als die der bisherigen Autoren. Die Obstsche Nucleolenfärbung (Boraxkarmin, Methylgrün) hat in seinen Präparaten den Kernfaden grün, wie das Plasma gefärbt, rot die Nucleolen und das Secret; auch in sehr dünner Methylgrünlösung, die vom Plasma nicht angenommen wurde, riß der Kernfaden den grünen Farbstoff begierig an sich. Ob allerdings nach diesen färberischen Resultaten wirklich »kein Zweifel sein kann, daß in den Kernen der *Chironomus*-Speicheldrüsen, wenigstens auf einem gewissen Entwicklungsstadium, der Kernfaden die Nucleolarsubstanz darstellt, während die echten chromatischen Elemente in den sogenannten Nucleolen, den Ringen und endlich dem Maschenwerk der Kernchromiolen festgelegt sind«, bleibt meines Erachtens noch dahingestellt, denn Methylgrün färbt ja kondensiertes Chromatin (die Chromosomen in der Mitose, die vorangehenden Tetraden!) ebenfalls schön grün, ohne daß hier jemand an der chromatischen Natur zweifelt.

P. Buchner (München).

Lajos Soós. A *Helix Arbustorum* hím csirasejtjéuek fejlödése. — Spermatogenesis of *Helix Arbustorum*. In: Annales Musei nationalis Hungarici. VIII. p. 231—343. Mit 5 Taf. 1910. (Mit einer englischen Zusammenfassung von 33 Seiten.)

Zum größten Teil enthält die Untersuchung Bestätigungen von Angaben andrer Autoren über das gleiche Objekt oder über naheliegende Formen (z. B. *Paludina* nach Meves und Popoff). Es findet sich ein Bukettstadium, verbunden mit einer ziemlich starken Kondensation der Schleifen; Soós hat sich von dem naturgetreuen Zustande dieser Bilder überzeugt; er beobachtet von neuem einen Längsspalt in diesen Schleifen und ein Auseinanderweichen der Teilhälften in der Folge, ein Verhalten, das scheinbar für viele Mollusken typisch ist und dem Kern geradezu das Aussehen eines Ruhekerns gibt. Erst eine erneute Konzentrierung des Chromatins an einigen Punkten des so entstehenden Retienlums leitet die Bildung definitiver Tetraden ein.

Soós wendet sich an der Hand seines Objekts gegen die Längskonjugation und sieht die beste Begründung für das frühe Auftreten eines Längsspaltes in der von R. Hertwig gegebenen (Depression der Zelle infolge heftiger Vermehrungsteilungen, unterdrückter Teilungsversuch usw.). Auch darin stimmt er mit den Ansichten vieler Münchener Zoologen überein, daß ihm die polare Anordnung der Schleifen des Bukettstadiums zwingend erscheint, den an dieser Stelle im Plasma liegenden Nebenkern als von diesen abgegeben anzusehen. Daß in diesem Nebenkern ein Teilungsorganell liegt, hat Murray schon 1898 angenommen. Ich glaube, daß dies richtig war, sich aber doch recht gut mit einer mitochondrialen Natur des Nebenkerns vereinen läßt (vgl. Buchner, Von den Beziehungen des Centriols zum Bukettstadium 1910).

Nach Soós fällt das Erscheinen des Centriols erst in die letzte Phase der Tetradenbildung. Nahe an der Kernmembran tritt es mit einer deutlichen Strahlung auf, nicht aber im Kern, wie Bolles Lee wollte, der es erst später ins Plasma übertreten läßt.

Über die besonderen Chromosomen, die Ziegler und dann eingehender Kleinert für *Helix nemoralis* beschrieben haben (letztere Arbeit kannte Soós noch nicht), die sich durch Kompaktbleiben, durch beträchtlichere Größe und andre Form auszeichnen, aber auf beide Tochterzellen beide Male gleich verteilt werden, weiß Soós bei *H. arbustorum* wenig zu berichten. Ähnliche formale Differenzen finden sich hier nicht; aber es gibt zwei kleine Chromosomen, die in der ersten Reifeteilung immer schon beträchtlich nach je einem Pol vorausgeeilt sind, wenn die übrigen noch den Mutterkern bilden, und die man wohl mit jenen bei *H. nemoralis* identifizieren darf. — Über die Spermiogenese möge man im Original nachlesen. **P. Buchner** (München).

Stevens, N. M. Further Studies on Reproduction in *Sagitta*. In: Journ. Morph. Vol. XXI. p. 279—319. Mit 102 Fig. 1910.

Die morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Bemerkungen über den Bau des Sagittenovars gehören nicht in den Rahmen eines cytologischen Referats. Wichtig dagegen sind einige Differenzen, die zwischen der Auffassung Stevens' und der meinigen bestehen, deren ausführliche Darstellung nun inzwischen erschienen ist (vgl. Referat in diesem Heft). Stevens kann die Ansicht nicht teilen, daß der keimbahnbestimmende Körper mit dem Degenerat der akzessorischen Zelle identisch ist, obwohl sie selbst zugibt, daß es auch ihr auf den ersten Blick das Wahrscheinlichste schien. Sie findet ihn nämlich nicht vor der Vereinigung von ♀ und ♂ Kern. Ich

konnte ihn jedoch bereits während der ersten Reifeteilung nachweisen, und glaube, daß meine eingehenden Ausführungen und die nun erschienenen zahlreichen Bilder diesen Zweifel beheben, und daß vor allem auch der Vergleich mit analogen Erscheinungen in der Keimbahnliteratur hierin bestärken wird[1]).

Eine weitere Meinungsverschiedenheit besteht bezüglich des Stranges zwischen dem akzessorischen Kern und dem Netz, das dem Ovarialepithel aufliegt. Miss Stevens stellt sein Vorhandensein in Abrede. Ich kann dagegen nur versichern, daß es in meinen Präparaten nie fehlt und verweise auf die zahlreichen Figuren meiner Taf. XVII. Nach wie vor glaube ich, daß die eindringenden Spermien, die Miss Stevens beschreibt, Stücke dieses Stranges sind. Abgesehen davon, daß hierfür der Vergleich der Figuren spricht, kann ich für meine Ansicht anführen, daß in Neapel die Sagitten in der Gefangenschaft nur um Mitternacht und am frühen Morgen befruchtet wurden, daß jedoch jene schwarzen Fäden, die Miss Stevens als Spermien beschreibt, in den Tieren zu jeder Tageszeit sich finden. Man vergleiche Stevens, S. 313, Fig. 38 (»Spermium«) und meine Fig. 5, Taf. XVII (Stück des verbindenden Stranges). Niemand wird zweifeln, daß es sich um dieselben Dinge handelt.

Mit Elpatiewsky und mir stimmt Stevens überein, wenn sie in den beiden Urgeschlechtszellen noch die Teile des Körpers konstatiert, irgendeine konstante Differenz innerhalb der vier Urgeschlechtszellen vermag auch Stevens nicht zu finden, weder vor noch nach der Wanderung an ihren definitiven Ort.

Eine Ableitung der Gitterkugelstrukturen, die Stevens nun nach meinem Vorgang eingehender in ihren Wandlungen beschreibt, von den im Plasma, oft der Kernmembran anliegend, sich findenden Brocken nimmt auch Stevens an, weist aber die Möglichkeit einer Ableitung derselben von den persistierenden Resten des Keimbahnkörpers ohne sichtliche Gründe zurück und zieht es vor, darin Ausscheidungen der Chromosomen zu sehen, die, wie ich es zuerst beobachtete, jedoch während der Mitose erhalten bleiben.

P. Buchner (München).

Erhard, Hub. Studien über »Trophospongien«. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Secretion. In: Festschrift für R. Hertwig. Bd. 1. S. 135—166. Mit 2 Taf. Jena 1910.

Daß Holmgrens Trophospongien keine derartigen Saftkanälchen sind, wie ihr Gewährsmann und seine Schüler es wollten, ist schon von mancher Seite in den letzten Jahren angenommen worden. Auch Erhard wird hierzu geführt. Er hat Holmgrens hauptsächliches Material, Lebergangzellen der Schnecken und Nebenhodenzellen der Maus, studiert, und in beiden Fällen einen Ursprung der betreffenden Substanzen aus dem Kern beschrieben. Sein Chromatingerüst nimmt vor dem Austritt jener Sub-

---

[1]) Wenn Miss Stevens (S. 291) es merkwürdig genug findet, daß ich ein Stadium unmittelbar vor der Befruchtung mit zwei abgeschnürten Richtungskörpern beschreibe als ein Ei, in dem das Spermium eben eingedrungen ist und die Telophase des ersten Richtungskörpers zu sehen ist, so beruht das auf einem Mißverständnis ihrerseits, denn die am Ende dieses Satzes beigefügte Figurennummer bezieht sich lediglich auf ein Beispiel für die gesetzmäßige Lagebeziehung zwischen Degenerationszelle, ♂ Kern, ♀ Kern, Richtungskörper. Das spezielle Stadium aber, von dem im Text als Beispiel hierfür gesprochen wird, findet sie jetzt auf Taf. XVIII, Fig. 12!

stanzen die Form vieler runder Bläschen an und diese verlassen als solche unmittelbar den Kern. Bei der Schnecke reihen sie sich gleich beim Austritt kettenförmig aneinander, so daß die definitiven Figuren, verästelte Bänder, sich davon leicht ableiten lassen. Im Nebenhoden der Maus treten dagegen jene Bläschen einzeln aus. Über die Funktion der »chromidialen Strukturen« der Lebergangzellen ließ sich wenig eruieren. Frisch gefangene Tiere enthielten stets die Strukturen, bei hungernden Tieren verschwanden sie, auch der Kern wird bei diesen Tieren chromatinärmer. Die Umwandlung der Chromidien in den Nebenhodenzellen der Maus in Secretprodukte dagegen ließ sich eingehender studieren. Um jedes ausgetretene Chromatinkügelchen bildet sich ein heller Hof von Secret, von dem aus sich alle Übergänge zu einer fädigen Form desselben finden. Diese Fäden nehmen ihren Ursprung tief im Innern der Zelle an der Stelle, an der eben die Chromidien austreten. Über die Schlußleisten hinausgetreten, nimmt es die Form von pinselartigen Schöpfen an. Die Fäden dieser Schöpfe stellen das entgültige Secret selbst dar, nicht nur Plasmafasern, zwischen denen das Secret abströmt, wie Fuchs meinte, der im allgemeinen schon eine der Erhardschen entsprechende Darstellung gab. Die Diplosomen, die gelegentlich mitten im Secret liegen, haben mit seiner Bereitung nichts zu tun. Hier tritt der Verf. in mannigfachen Gegensatz zu Gurwitsch.

P. Buchner (München).

Kuschakewitsch, Serg. Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana esculenta*. Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem. In: Festschrift für R. Hertwig. Bd. II. S. 61—224. Mit 12 Taf. Jena 1910.

Aus dieser überaus eingehenden organologischen Untersuchung, deren reichem Inhalt auch mancherlei für cytologische Probleme, insbesondere in bezug auf erste Entstehung der Geschlechtszellen und die Differenzierung beider Keimdrüsen zu entnehmen wäre, sei hier nur ein vereinzelter cytologischer Befund, der allgemeineres Interesse beanspruchen darf, herausgegriffen. Unter dem von Kuschakewitsch studierten Material befanden sich zwei Spätbefruchtungskulturen, von denen die eine eine intermediäre Keimdrüse besitzt, die andere eine rein männlich differenzierte. Im ersteren Falle werden alle Eizellen eingeschmolzen und dienen dem einwachsenden centralen Teil, der nur zu Hodenzellen wird, als reichliche Nahrung. Der zweiten Kultur, in deren Keimdrüsen auf keinem Stadium sich Eizellen finden, fehlt eine solche Unterstützung. In ihr nun, und nie in der ersteren, treten frühzeitig einzelne centrale Zellen auf, die sich erheblich von den umgebenden noch indifferenten Zellen unterscheiden. Ihr Plasma ist reich beladen mit chromatischen Substanzen, ihr Kern, besonders gegen Ende ihrer Funktion, hyperchromatisch. Gleichzeitig bilden sich im Plasma der umgebenden Zellen Fetttropfen. Wir haben ein Naturexperiment vor uns, das uns aufs schönste die trophische Funktion der Versonschen Zellen, Spengelschen Zellen usw. beweist, wenn wir sehen, daß sie vikariieren können mit zerfallenden Kern- und Plasmamassen. Kuschakewitsch ist der Ansicht, daß diese centralen Zellen — meines Wissens die ersten derartigen Gebilde aus Wirbeltiergeschlechtsdrüsen — von den umgebenden Zellen nicht einfach gefressen werden, sondern diesen durch eine fermentative Wirkung ermöglichen, die in der Keimanlage zirkulierenden Nährstoffe in höherem Grade auszunutzen.

P. Buchner (München).

Über die Geschlechtschromosomen bei einigen Nematoden nebst Bemerkungen über die Bedeutung dieser Chromosomen.

Von

Addison Gulick.

(Aus dem Zoologischen Institut in Würzburg.)

Mit 5 Textfiguren und Tafel XVIII—XX.

Einleitung.

Alle wichtigen Theorien der letzten 8 Jahre über die Vererbung des Geschlechts beziehen sich auf die Tatsache, daß sehr viel Tracheaten zweierlei Spermien produzieren. Von diesen zeigen die einen denselben Chromatingehalt wie alle Eier, während die andern in bezug auf ein bestimmtes Chromosoma, oder auf gewisse bestimmte Chromosomen, einen abweichenden, gewöhnlich mangelhaften Zustand aufweisen. Diese Eigentümlichkeiten der Gameten, zuerst von Henking (1891) für die Spermien und Eier von *Pyrrhocoris* nachgewiesen, fanden erst im verflossenen Jahrzehnt ihre rechte Würdigung als geschlechtsbestimmendes Moment (Mc Clung, 1902). Seit einigen Jahren (Stevens, 1905 und besonders Wilson, 1906) ist es klar geworden, daß Spermien, welche dieselben Kerne haben wie die Eier, weibchenbestimmend sind, während die andre Art von Spermien, bei denen in den typischen Fällen ein Chromosoma fehlt oder verkümmert erscheint, bei der Erzeugung von Männchen beteiligt ist.

1908 ist es Baltzer (1908, 1909) gelungen, ähnliche, aber nicht ganz gleiche Verhältnisse bei dem Seeigel *Strongylocentrotus* nachzuweisen. Hier findet man nur eine Klasse von Spermien, aber dagegen zwei Klassen von Eiern, die sich in der Form eines Chromosomas unterscheiden. Diejenigen Eier, die den Spermien ähnlich sind, scheinen Männchen aus sich hervorgehen zu lassen, die andern Weibchen.

Gewisse Erscheinungen, die in Furchungsstadien von *Ascaris megalocephala* zu beobachten sind, erregten die Vermutung Boveris, daß

die Existenz eines ähnlichen geschlechtsbestimmenden Chromatinelements auch bei Nematoden möglich wäre. Die auf seine Anregung unternommene Untersuchung Miss BORINGS (1909) an *Ascaris*-Embryonen ist nicht zu einem unzweideutigen Resultat gekommen, und erst die Aufdeckung der Verhältnisse bei *Heterakis vesicularis* durch BOVERI und mich selbst (1909) hat es sicher bewiesen, daß Geschlechtschromosomen unter den Ascariden vorkommen. Neuerdings konnte EDWARDS (1910) in einer gleichfalls aus dem Würzburger zoologischen Institut hervorgegangenen Arbeit zeigen, daß auch in der Spermatogonese von *Ascaris megalocephala* in seltenen Fällen ein selbständiges Geschlechtschromosoma vorkommt. Auch hat er bei *A. lumbricoides* eine Gruppe von fünf heterotropischen Chromosomen in der ersten Spermatocytenteilung nachgewiesen.

Die vorliegende Arbeit ist die erste vollständige Beschreibung des Kreislaufs der Geschlechtschromosomen, die für irgendeine Nematodenart veröffentlicht wird, und beweist also zum erstenmal die genaue Analogie zwischen den Verhältnissen bei Nematoden und bei gewissen Insekten.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. THEODOR BOVERI, möchte ich meinen herzlichsten Dank für seine anregende Leitung und Kritik dieser Untersuchungen ausdrücken.

Material und Behandlung.

Für diese Untersuchung benutzte ich in erster Linie *Heterakis vesicularis* Fröhlich, einen kleinen, mit *Oxyuris* verwandten Wurm aus den Cökalanhängen des Darmes bei Gallinaceen (die abgebildeten Präparate stammen von Würmern aus Hühnern), und *Strongylus paradoxus* Mehlis, den bekannten Lungenwurm der Schweine. Zum Vergleich habe ich *H. dispar* Zeder, einen in der Gans befindlichen nahen Verwandten von *H. vesicularis*, *H. inflexa* Rudolphi, einen größeren Wurm aus dem Vorderdarm des Huhnes, und den fadendünnen *Strongylus tenuis* Eberth, der in den Darmcöken der Gans lebt, herangezogen. Unter diesen zeigt allein *S. tenuis* Verhältnisse, die stark von denen bei den gründlicher studierten Arten abweichen und deshalb Schritt für Schritt beschrieben werden müssen.

Diese Arten sind alle in bedeutendem Grade geschlechtlich dimorph, die Männchen viel kleiner als die Weibchen. Der auffallendste Unterschied ist aber der komplizierte männliche Begattungsapparat, der in beiden Gattungen aus Bursa und Borsten besteht, wozu bei *Heterakis* noch ein Saugnapf kommt.

Wie es bekanntlich bei *Ascaris* und andern Nematoden der Fall ist (s. z. B. Boring, 1909), finden wir in fast allen Wirten mehr weibliche als männliche Würmer. Um eine bestimmtere Vorstellung von diesem Verhältnis zu bekommen, habe ich eine Zählung von *H. vesicularis* aus einem Huhn und *S. paradoxus* aus einem stark infizierten Stück Schweinslunge gemacht. Außer einem Bandwurm, einem Exemplar von *H. inflexa* und zwei von *Trichosoma*, fand ich in dem Huhn 296 weibliche und 175 männliche *H. vesicularis*, eine Proportion von 155 Weibchen auf 100 Männchen. 5 stammten aus dem Darm, die andern 466 aus den Cöken. Da ziemlich viele jugendliche Würmer dabei waren, ist anzunehmen, daß das Huhn mehr als einmal infiziert worden ist.

In dem Lungenstück waren 120 weibliche gegen 52 männliche *Strongylus paradoxus* zu finden, eine Proportion von 231 Weibchen auf 100 Männchen.

Ich habe keine Erklärung, wie diese Zahlenverhältnisse entstehen. Der Überschuß an Weibchen scheint nicht vom Absterben der Männchenbestimmenden Spermien herzurühren, weil die Spermien sich ziemlich alle ausbilden. Es könnte sein, daß die männlichen Spermien etwas träger sind beim Befruchtungsakt, oder daß die männlichen Würmer eine höhere Sterblichkeit oder eine kürzere natürliche Lebensdauer haben.

Die Geschlechtsorgane habe ich stets aus den frischen Tieren herauspräpariert, dadurch, daß ich das eine Ende des Wurmes abschnitt, und die Organe vermittels einer sehr kleinen, mit einem Kautschukrohr überzogenen Walze herauspreßte. Die einfachste Untersuchungsweise, die sich vorzüglich bewährt, ist die, die bloßgelegten Geschlechtsrohre nach dem von Boveri seit 1890 empfohlenen Verfahren mit Schneiders Essigkarmin zu behandeln und unter einem Deckglas mit Wachs einzuschließen. Wenn der Farbstoff unverdünnt gebraucht wird, wie ich es meistens für junge Eier getan habe, soll er vor der Untersuchung durch 50%igen Eisessig ersetzt werden. Für gewisse Fälle fand ich es vorteilhafter, das Essigkarmin mit zwei bis vier Teilen einer 10%igen Eisessiglösung zu verdünnen. Diese Färbung ist etwas langsamer — wird sogar manchmal erst nach 2 Tagen am besten —, aber scheint etwas mehr selektiv zu sein, und wirkt weit weniger zerstörend auf Kernmembranen und Spindelfasern; wenn man einen helleren Grund wünscht, kann man 10- oder 20%igen Eisessig nach der Färbung einlaufen lassen. Diese Präparate können in Glyzerin überführt und längere Zeit aufgehoben werden, aber die Bilder wirken so viel schlechter in Glyzerin, daß wir diese Prozedur nur einen Notbehelf nennen können.

Ich habe viele Fixierungsmittel versucht und gute Bilder mit Sublimatessig, Pikrinessig, CARNOYS Gemisch, starkem FLEMMINGschem Gemisch, und auch einige Male mit TELLYESNICZKYS Bichromatessig-Gemisch erhalten. Eier, welche bereits sehr resistente Schalen besaßen, wurden mit CARNOYS Gemisch behandelt. Nur mit diesem Mittel habe ich außerdem eine vollständige Serie von nicht geschrumpften Kernen im Spiremstadium der Spermatogenese bei *H. vesicularis* erhalten; doch mag es sein, daß das Gleiche auch mit den andern schnell eindringenden Mitteln zu erzielen wäre. Bemerkenswert ist es, daß manchmal ziemlich viele der älteren Eier aus Präparaten, die ich wegen der Oogonien in Pikrinessigsäure fixiert hatte, sehr rasch getötet wurden und in cytologisch besserem Zustand zu sein schienen, wie ähnliche Stadien aus CARNOYS Gemisch. Man kann sich aber durchaus nicht auf dieses Mittel verlassen. Ich habe sogar Eier von *H. dispar* gesehen, die nach 22stündiger Behandlung mit $^1/_3$ gesättigter Pikrinsäure und $3^0/_0$igem Eisessig im $70^0/_0$igen Alkohol bis auf Stadien heranwuchsen, die wohl einer normalen Entwicklungsdauer von einigen Wochen entsprechen müssen.

An fixiertem Material habe ich vorwiegend HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin verwendet, da es die schärfste Färbung für hohe Vergrößerungen gibt. Zupfpräparate dagegen, die in toto gefärbt werden müssen, und dicke Schnitte von Eiern habe ich mit Hämalaun, BÖHMERS Hämotoxylin oder GRENACHERS Boraxkarmin gefärbt.

Nomenklatur.

Die Benennung von Chromosomen, die sich in der Spermatogenese specifisch verhalten, ist schon sehr verwickelt geworden. MC CLUNG und SUTTON haben für Chromosomen, die in der Spermatogenese keinen synaptischen Genossen haben, und so zu einer ungleichen Chromosomenzahl in den Spermatozoen führen, die Bezeichnung »accessorisches Chromosoma« eingeführt. Der Name war wohl angebracht, solange man in dem Chromosama nur ein Anhängsel zum regelrechten Kerninhalt sah, das sich nicht einmal immer nach der Regel teilte. Aber wenn wir das »accessorische« Chromosoma als einen der größten und best ausgebildeten Teile des Kernes finden, dessen Schicksal ebenso strengen Regeln unterliegt wie das der andern Chromosomen, und das mindestens eben so wichtig in der Geschichte der Gameten ist als jene, so müssen wir vorziehen, die Bezeichnung »accessorisch« vermieden zu sehen.

MONTGOMERYS Benennung »Heterochromosoma« bezieht sich hauptsächlich auf die Tatsache, daß es sich längere Zeit vor der Spermatocytenteilung als »Chromosomnucleolus« (WILSON) differenziert. So sprach er

im Jahr 1905 von einem Chromosoma bei *Oedancala*, *Harmostes* und *Alydus*, das ohne sinaptischen Genossen sei, und zu einer ungleichen Chromosomenzahl in den Spermien führe, aber das er nicht für ein »Heterochromosoma« hielte, weil er es nicht vorher in der Spermatocyte als Nucleolus finden konnte. Das unpaare Chromosoma bei *Heterakis vesicularis* und *H. dispar* wäre danach ein Heterochromosoma im genauesten Sinne Montgomerys, aber bei *Strongylus paradoxus* habe ich es bis jetzt höchstens nur wahrscheinlich machen können, daß wir da auch ein Heterochromosoma (in diesem Sinne) vor uns haben. Bei *H. inflexa* und *S. tenuis* stellen meine Beobachtungen gleichfalls die wesentliche Tatsache einer Differenzialteilung mit einem »heterotropischen« Chromosoma fest, aber ohne daß ich bis jetzt die Ruhestadien des Kernes zur Untersuchung überhaupt herangezogen habe. Daß alle diese Bildungen in ihrer tieferen Natur und Bedeutung einander entsprechen, steht wohl fest, aber wenn wir sie sämtlich »Heterochromosomen« nennen, scheinen wir etwas mehr über sie zu behaupten, als bei ihnen allen nachgewiesen worden ist.

Montgomerys Wort »Monosoma« (1906) vermeidet diese bedauerliche Betonung des Nebensächlichen, aber Wilson hat dagegen den Einwand erhoben, daß dasselbe Chromosoma im weiblichen Teil seines Kreislaufs einen synaptischen Genossen hat, und daher nicht mehr ein »Monosoma« genannt werden kann. So ist auch dieser Name sicher unzweckmäßig.

Die Bezeichnung Idiochromosoma bezog Wilson zuerst auf zwei ungleiche Chromosomen bei Hemipteren, die zur gewöhnlichen Synapsiszeit ungepaart bleiben, aber zwischen den zwei Spermatocytenteilungen mit einander in Verbindung treten und dann in der zweiten Reifungsteilung voneinander getrennt werden, so daß die Chromosomen der resultierenden Spermatiden ungleicher Natur sind, obwohl gleich in ihrer Zahl. Wilson gibt dem Wort aber neuerdings eine sehr breite Anwendung, indem, sobald es klar wurde, daß das unpaare Chromosoma vieler Hemipteren, das er früher »heterotropisches Chromosoma« genannt hatte, mit dem großen Idiochromosoma homolog ist, er dafür gleichfalls den Namen Idiochromosoma anwandte, und den allgemeinen Gebrauch des Wortes vorschlug "to designate the differential chromosomes in general, whether they are paired or unpaired in the male, or whether one or more pairs are present". Nach diesem Satz wird die Bezeichnung »Idiochromosoma« auch für das bei *Heterakis* und *Strongylus* in der Spermatogenese gefundene heterotropische Chromosoma und für seine zwei homologen in der Oogenese anwendbar sein.

Außerdem ist bei unsrer heutigen Kenntnis solcher Chromosomen die Bezeichnung »Geschlechtschromosoma« sicher gerechtfertigt, welche MORGAN und BOVERI schon gebraucht haben. Und wenn wir gelegentlich zur Ziffernsprache greifen, können wir von X-Chromosomen sprechen, deren Anwesenheit die weibchenbestimmenden Gameten kennzeichnet (WILSON, CASTLE u. a.), und von eventuellen Y-Chromosomen, die für die männchenbestimmenden Gameten charakteristisch sind.

Spermatogenese von Heterakis vesicularis.

Die Genitaldrüsen bei *Heterakis vesicularis* sind sehr lange, schlanke, gewundene Schläuche. Der unpaare Hoden zeigt keinen merklichen rohrartigen Hohlraum, wie es bei *Strongylus tenuis* der Fall ist. Ein in toto mit Essigkarmin gefärbter Hoden zeigt alle Entwicklungsstadien der Geschlechtszellen in genauester Reihenfolge von den frühesten Spermatogonien, die in der dünnen Spitze liegen, bis zu den reifen Spermatozoen. Wenn der Schlauch auch nur wenig gepreßt worden ist, ist das Präparat schon dünn genug, um eine Durchmusterung aller vorhandenen Zellen mit stärkster Vergrößerung zu ermöglichen. Die folgende Beschreibung aber beruht in ihren Einzelheiten auf den durch Eisenhämatoxylin an fixiertem Material erhaltenen Bildern, außer in den Fällen, wo es ausdrücklich anders angegeben ist.

Die frühesten Spermatogonien haben außerordentlich wenig Cytoplasma. Das Chromatin der ruhenden Kerne stellt sich entweder in sehr feinen zahlreichen Körnchen dar (Fig. 1, Taf. XVIII), oder als ein unregelmäßiges Reticulum (Fig. 2). Zerstreut hier und da unter diesen Zellen sind Spermatogonien, die in Teilung begriffen sind. Die Chromosomen sind sehr klein in diesem Stadium, aber da ihre Formen einfach sind, und ihre Größenunterschiede nicht zu erheblich, stößt man bei ihrer Zählung in günstig gelegenen Zellen auf keine besonderen Schwierigkeiten. Wir können also mit Sicherheit wiederholen, wie schon für diese Art veröffentlicht worden (BOVERI, 1909), daß die Spermatogonien von *H. vesicularis* neun Chromosomen haben, und niemals mehr (Fig. 3—5).

Es wäre theoretisch zu erwarten, daß eines von diesen Chromosomen sich von den acht andern als unpaares Heterochromosoma oder Idiochromosoma erkennbar unterscheide, und es ist nicht unmöglich, daß wir es in dem größten Chromosoma der Äquatorialplatte zu erkennen haben; aber ich halte es für etwas gewagt, geringen Größenunterschieden bei so kleinen Chromosomen viel Bedeutung zuzuschreiben. Im ruhenden Kern zeigt sich oft ein kleiner Knoten von Chromatin, der bei Eisen-

hämatoxylinfärbung besonders leicht wahrzunehmen ist. Dies kann möglicherweise auf eine Differenzierung eines Teiles des Chromatins deuten. Ich kann es aber keineswegs sicher finden, daß dieses Gebilde in gleicher Weise zu deuten ist, wie der »Chromatinnucleolus« der Spermatocyten, weil es in den Spermatogonien von sehr geringer und wechselnder Größe ist, und nicht immer von andern unregelmäßigen Chromatinkörnchen unterschieden werden kann.

Zwischen der letzten Spermatogonienteilung und dem Zeitpunkt, in dem die Tetraden deutlich zum Vorschein kommen, sind drei Hauptstadien zu unterscheiden, nämlich 1. ein erstes Nucleolusstadium, 2. ein Spiremstadium und 3. ein zweites Nucleolusstadium. Die Bezeichnung Nucleolusstadium ist hier rein descriptiv. Wir werden sehen, daß der »Nucleolus« im dritten Stadium, und vermutlich im ersten, eigentlich ein kompakt bleibendes Chromosoma, ein »Chromosomnucleolus« ist.

In dem ersten Nucleolusstadium, gleich nach der letzten Spermatogonienteilung, haben die Zellen fast dieselbe Gestalt wie vorher. Nur wird die nucleolusartige Chromatinmasse deutlicher, größer, und nimmt eine bestimmtere Form an. Gewöhnlich etwas wurstähnlich (Fig. 6), kann sie manchmal durch Einschnürung als ein kurzes doppeltes Gebilde erscheinen. Die Frage, ob dies das unpaare Chromosoma, das »Idiochromosoma« ist, läßt sich nicht ohne weiteres beantworten, aber die spätere Geschichte verleiht dieser Annahme viel Wahrscheinlichkeit, da eine Kontinuität zwischen diesem und dem nach dem Spirem wieder erscheinenden Nucleolus glaubhafter scheint wie die entgegengesetzte Annahme. Während dieses Stadiums ist nicht viel Veränderung in der Kernstruktur wahrzunehmen. Nur gegen den Schluß erscheint das Chromatin in etwas gröberen Maschen, als Vorbereitung zum folgenden Stadium.

In das Spiremstadium scheinen die Zellen sehr plötzlich einzutreten. Das Chromatin nimmt die Gestalt von sehr verwickelten, verhältnismäßig dicken, intensiv färbbaren Fäden an. Dadurch ist es nicht mehr möglich, den »Nucleolus« vom vorigen Stadium, der sich als ein länglicher, stark gefärbter Körper kennzeichnete, weiter von andern Chromatinbestandteilen des Kernes zu unterscheiden. Die Fäden legen sich allmählich mehr oder weniger an die Oberfläche des Kernes, währenddessen der Kern und die ganze Zelle an Größe zunimmt. Dadurch treten sie deutlicher als eine Anzahl einzelner Fäden zutage, die ohne Zweifel als Chromosomen zu betrachten sind. Ihre Zahl ist nicht sicher festzustellen. Nur soviel läßt sich sicher sagen, daß sie ungefähr neun beträgt, und also

die unreduzierte sein muß (Fig. 7). Aber jetzt schon sieht man, daß die Fäden etwas Neigung haben, sich Ende an Ende aneinander zu legen, so daß wir hier vielleicht die erste Andeutung einer Synapsis erblicken dürfen.

Der Übergang vom Spirem zum zweiten Nucleolusstadium ist ein allmählicher. Die Chromosomen fangen an, immer weniger scharfe Abgrenzungen zu zeigen, immer weniger intensiv färbbar zu werden, sich mehr und mehr durch unregelmäßige, schwach gefärbte Zwischenstränge zu einer an der Kernmembran liegenden diffusen Masse umzuwandeln (Fig. 8, 9). Nur ein Bereich, der Chromatinnucleolus oder das Idiochromosoma, behält die starke Färbbarkeit und die scharfe Abgrenzung bei. Dieses Gebilde wird höchstens durch dünne, kaum gefärbte Fäden in Verbindung mit dem andern Chromatin gehalten. Seine Gestalt wechselt; zu dieser Zeit immer plump länglich, ist es bald kurz abgerundet, bald mehr spindelförmig (Fig. 10, 11).

Die nächste Veränderung im Kern ist, daß der chromatische Inhalt, mit Ausnahme des schon differenzierten Idiochromosomas, sich in vier deutliche Regionen einteilt, zuerst ziemlich diffus, aber immer mit zunehmender Konzentration und schärferer Färbbarkeit. Sie sind jetzt zum Teil klare Doppelbildungen, zum Teil Ringe und irreguläre Vierergruppen (Fig. 12). Ein Stadium mit kreuzähnlichen Tetraden wird ziemlich schnell durchgemacht (Fig. 13) und dann konzentrieren sich die Tetraden in eine etwas längliche Form, bis sie manchmal bei starker Färbung fast einheitlich aussehen (Fig. 14—16). Aus der Verfolgung dieses Vorgangs ergibt sich, daß der Chromatinnucleolus bei der Bildung der Tetraden nicht beteiligt ist, und also (wie schon gesagt) das unpaare Chromosoma sein muß. Aber jetzt, da die Tetraden sich ebenso stark färben wie das unpaare Chromosoma, ist es nur in jenen Zellen sicher als solches zu erkennen, in denen es zufällig günstig liegt.

In der ersten Reifungsspindel (Fig. 17) sieht man das längsgespaltene Idiochromosoma neben den vier Tetraden. Vom Pol gesehen (Fig. 18), sind sie in einer unregelmäßigen fünfseitigen Figur geordnet, ohne daß die Lage des Idiochromosomas eine besonders ausgezeichnete wäre. Doch ist dieses Element genügend gekennzeichnet, indem es deutlich dünner als die Tetraden ist, auch ein wenig kürzer und nur eine Längsspaltung zeigt, während bei den Tetraden der Querspalt stärker ausgeprägt ist, als der Längsspalt.

Wenn die Teilung der Tetraden stattfindet, bleibt das Idiochromosoma unverändert und unbewegt in äquatorialer Lage, meistens etwas

seitwärts von der Mitte der Figur, der früheren Stellung entsprechend (Fig. 19, 20). Hier bleibt es eine Weile, als würde es von den beiden Polen genau gleich stark angezogen. Es wird aber gewöhnlich nicht in die Achse der Spindel gebracht, wie wir wohl erwarten müßten, wenn Fäden von den zwei Polen wirklich zunächst mit merklicher Kraft an ihm zögen.

Erst nachdem die durch die Teilung der Tetraden entstandenen Diaden an den beiden Centrosomen zur Ruhe gekommen sind, fängt das Idiochromosoma an, sich langsam zu einem Pol zu bewegen (Fig. 21). Dann teilt sich das Cytoplasma, und die Centrosomen, die vorher durch das Chromatin verdeckt worden sind, erscheinen wieder in verdoppelter Zahl und rücken auseinander, um die Prophase der zweiten Reifungsteilung einzuleiten.

Wir finden also, als Resultat einer ungleichen Teilung, zweierlei Spermatocyten zweiter Ordnung, nämlich 1. diejenige mit vier Diaden plus einem Idiochromosoma (Fig. 23), und 2. diejenige, die nur die vier Diaden besitzen (Fig. 24). Letztere ordnen die acht Einzelelemente ihrer schon gespaltenen Diaden in einen Würfel, häufig so genau, daß die Centrosomen fast das einzige Mittel sind, um anzugeben, ob man die Gruppe vom Pol oder von der Seite vor sich hat. Im selben Stadium zeigt sich eine Polaransicht einer mit dem Idiochromosoma versehenen zweiten Spermatocyte klar als ein fünfgliedriger Ring, wobei das Idiochromosoma, welches in der vorigen Zellteilung nicht geteilt und also nicht verkleinert wurde, jetzt vielfach als das größte Glied zu erkennen ist (Fig. 22, s. auch Fig. 27). Diesmal liegt es nicht parallel zur Spindelachse, sondern quer, mit dem Längsspalt in der Äquatorialebene (Fig. 24).

Der Spalt in allen Chromosomen von beiderlei Spermatocyten wird in den fertigen Äquatorialplatten so breit, daß es sich schon in der Metaphase ersehen läßt, daß die zwei Tochterplatten in der Teilung jeder Spermatocyte zweiter Ordnung genau gleich sind. Daher muß von jedem Paar der Spermatocyten zweiter Ordnung das eine zwei Spermatiden mit je vier Chromosomen, und das andre zwei Spermatiden mit je fünf Chromosomen liefern.

Schon bevor die Tochterplatten anfangen auseinanderzurücken, treten ihre Chromatinelemente in Verbindung miteinander, derart, daß die viereckige bzw. ringförmige Platte sich während der Teilung als ein Ganzes bewegt, ohne die relative Lage seiner vier bzw. fünf Elemente zu verschieben (Fig. 26). Auch nach der vollzogenen Scheidung des Cytoplasmas erleiden diese jungen Kerne einige Zeit keine merkliche Umgestaltung.

Bei diesen jungen Spermatiden wird es nun möglich, unseren aus Schnittserien gezogenen Schluß, daß aus einer Spermatocyte erster Ordnung je zwei Spermatiden mit, und zwei ohne Idiochromosoma stammen, durch eine andre Methode nachzuprüfen. Diesen Teil der Geschlechtsdrüse habe ich mit Böhmers Hämatoxylin gefärbt, nach Differenzierung in konzentrierter Alaunlösung entwässert, langsam in Nelkenöl übergeführt, unter ein Deckgläschen gebracht und durch Zupfen aufgebrochen. So behandelt, neigen die Spermatiden sich in Trauben von je vier Zellen zu verteilen, die ohne Zweifel als die vier Abkömmlinge einer Spermatocyte erster Ordnung anzusehen sind. Sie lassen die Chromosomen gewöhnlich nicht von allen Kernen auf einmal zählen, weil die Richtung der Ebenen, in denen sie liegen, zu verschieden ist. Aber man kann einzelne Trauben durch leichte Bewegungen des Deckgläschens drehen und rollen, bis man jeden Kern in der günstigsten Richtung betrachtet hat.

Fig. 25 zeigt in halbschematischer Weise die Lage der Kerne und die Zahlen der Chromosomen, die durch diese Methode bei einer solchen Traube gefunden wurden. Daneben stehen in Fig. 25 b Polaransichten von den zwei Kernen, die in der größeren Zeichnung von der Kante gesehen werden.

In dem Essigkarminpräparat, das in Fig. 26 abgebildet ist, fielen die Teilungsebenen der zwei Zellen ungewöhnlicherweise sehr nahe zusammen. Ich glaube trotzdem, wegen der isolierten Lage dieser Zellgruppe, daß es sich um zwei Schwesterspermatocyten zweiter Ordnung handelt. Zum mindesten bietet dieses Bild wieder ein gutes Beispiel, daß alle Chromosomen der letzten Zellteilung genau halbiert werden.

Die Kerne der reifenden Spermatiden erleiden nur noch eine Konzentration und Zusammenschmelzung ihrer Chromosomen, um ausgebildete Spermienkerne zu werden. Die Öffnung, die sich besonders in der Mitte der fünfzähligen Tochterplatten bemerkbar macht, verschwindet, und die Chromosomen ziehen sich dabei in undeutlich quadratische und pentagonale Polsterformen zusammen. Schließlich weicht ihre Form sehr wenig von abgeplatteten Kugeln ab, nur ihre Größenunterschiede gewähren uns noch einen etwas unsicheren Anhaltspunkt, ob wir einen Spermatidenkern mit fünf oder mit vier Chromosomen vor uns haben.

Die fertigen Spermien (Fig. 27, 28) sind von dem charakteristischen schwanzlosen, steif-amöboiden Typus, der bei den Nematoden wohl bekannt ist. Manchmal wird eine große Anzahl kleiner sphärischer Körnchen in der Nähe des Kernes in Eisenhämatoxylin stark gefärbt, aber ich habe ihre Natur und Geschichte nicht untersucht.

Chromosomen der weiblichen Geschlechtszellen bei Heterakis vesicularis.

Die Oogonien sind, ähnlich wie die Spermatogonien, kleine Zellen mit nur sehr wenig Cytoplasma. Ihr Chromatin ist zum größten Teil fein zerteilt im ganzen Kern und sieht oft diffus aus. An stark differenzierten Eisenhämatoxylinpräparaten, in denen das zerstreute Chromatin kaum noch Farbe enthält, findet man in den meisten Kernen je zwei schwarzgebliebene Körnchen, in einzelnen Kernen nur eines, und in selteneren Fällen drei (Fig. 40, 41, Taf. XIX). In der Mitose zeigen alle Oogonien zehn Chromosomen (Fig. 42, 43), also eines mehr als die Spermatogonien, so daß wir sofort zur Annahme gelangen, daß hier statt eines einzigen Idiochromosomas deren zwei vorhanden sind. Aber in der Teilung unterscheiden sie sich ebenso wenig von den andern Chromosomen wie das einfache Idiochromosoma der Spermatogonien. Es läßt sich sehr schwer sagen, ob wir in den intensiv färbbaren Körnchen der ruhenden Kerne die zwei Idiochromosomen zu erblicken haben, aber die Tatsache, daß die gewöhnliche Zahl dieser Körnchen in den Oogonien zwei beträgt, und in den Spermatogonienkernen nur eines, verdient eine gewisse Beachtung.

Schon vor der letzten oogonialen Teilung beginnt das Wachstum der Geschlechtszellen, und bei dieser Teilung sind alle Bestandteile, auch die Chromosomen, schon erheblich größer wie früher.

Die Oocyten erster Ordnung finden wir mit einem Kern von andrer Beschaffenheit. Ihr Chromatin ist in Form von zwei bis fünf, meistens drei oder vier unregelmäßigen Brocken angeordnet, und der Rest des Kernes erscheint sehr durchsichtig. Dieser Zustand wird während der ganzen Wachstumszeit beibehalten, und erst wenn das Ei das Ovarium verlassen soll, geht er in ein Spirembild über.

Im Augenblick, wo das biegsame, fast formlose, junge Ei durch den engen Eingang in die hohle Eiröhre übergeht, treffen die Spermien mit ihm zusammen. Das Spermatozoon dringt in allen Fällen, die ich beobachtet habe, am Ende des länglichen Eies ein. Das Chromatin in dem ungefähr centralliegenden Keimbläschen verteilt sich in fünf lockere, verzweigte Massen, die ihre Zusammensetzung aus je zwei Chromosomen mehr oder weniger deutlich verraten. Der Spermakern beginnt sofort sich dem Mittelpunkt des Eies zu nähern und das Keimbläschen wandert, wie durch eine Repulsion vom Sperma weggetrieben, zum andern Ende des Eies und nimmt genau an dessen Spitze seine Stellung. Während dieser Zeit bilden sich die fünf Tetraden im weiblichen Kern immer besser aus (Fig. 44).

In der Prophase der ersten Reifungsteilung haben die Elemente eine längliche Form, alle unverkennbar bivalent, aber ohne sehr deutlichen Spalt in ihren univalenten Hälften. Gleich nachher, in der Äquatorialplatte, sind sie alle klar als Vierergebilde zu erkennen. Die erste Richtungsspindel liegt zuerst paratangential zum Ende des Eies, wie es Fig. 45 aus einem mit Boraxkarmin gefärbten Schnitt von der Spitze eines Eies zeigt. Die Teilung entspricht dem normalen Typus einer Reifungsteilung, die Tochterplatten bestehen aus je fünf Diaden. Während der Teilung der Chromosomen dreht sich die ganze Kernfigur um 90 Grad, so daß ihre Achse, die zuerst parallel zur Oberfläche lief, jetzt radial gerichtet ist (Fig. 46, 47). Der erste Richtungskörper, mit seinen fünf Diaden, wird jetzt am Ende des Eies abgesondert und scheint gleich durch weitere Abgabe einer zarten Schalenschicht vom Ei selbst getrennt zu werden.

Bis zu diesem Punkt lassen sich die Vorgänge der Reifung sowohl an Essigkarminpräparaten, wie auf Schnittserien verfolgen, aber der weitere Verlauf kann nicht mehr mittels Essigkarmin studiert werden. Erstens gelingt es dem Farbstoff nur selten, durch die Schale dieser älteren Eier einzudringen, und zweitens werden die Kernfiguren von jetzt an dermaßen von undurchsichtigem Dotter verdeckt, daß man an ungeschnittenen Eiern selten etwas Sicheres wahrnehmen kann. Wegen der so schwer zu durchdringenden Schalen lassen selbst meine besten Präparate der späteren Stadien vieles zu wünschen übrig. Aber die Grundzüge der Vorgänge, bis die zwei ruhenden Vorkerne sich nebeneinander gelegt haben, lassen sich an Material, das in Carnoys Flüssigkeit fixiert, $6^2/_3\,\mu$ dick geschnitten, und in Boraxkarmin gefärbt worden ist, immerhin mit genügender Klarheit feststellen. Nach Abstoßung des ersten Richtungskörpers können die fünf im Ei gebliebenen Diaden in den verschiedensten Lagen aufgefunden werden, manchmal tief, manchmal oberflächlich gelegen. Die Richtung der zweiten Spindel zeigt auch zuerst wenig Beziehung zur Oberfläche des Eies. Aber ehe die Fibrillen dieser mitotischen Figur verschwunden sind, wendet sich die eine der genau gleichen Tochterplatten mit ihren fünf Tochterchromosomen gegen die Oberfläche des Eies, während die andere ihr im Innern des Eies gegenüber steht (Fig. 48). Dies kann an jeder Stelle geschehen, von der Eispitze bis beinahe zum Äquator. Die innere Tochterplatte wandelt sich jetzt zum ruhenden weiblichen Vorkern um. An der Membran dieses Kernes scheint die äußere Tochterplatte ziemlich regelmäßig als ring- oder scheibenförmiges Anhängsel angeheftet zu bleiben, derart, daß es vom Vorkern mit in die tieferen Schichten des Eies geschleppt wird. In dieser Weise kommt der degenerierte zweite Richtungskörper als kleines, intensiv färbbares

Gebilde neben die zwei sich berührenden, weniger färbbaren Vorkerne zu liegen.

Heterakis eignet sich so außerordentlich wenig zur Untersuchung der nun folgenden Entwicklung, daß es zweckmäßig erscheint, die Beschreibung hier bei diesem letzten Stadium, das wir im Uterus des lebenden Wurmes finden, abzubrechen. Wir können unsre Befunde bei dem Weibchen von *H. vesicularis* in folgender Weise zusammenfassen:

Die Oogonien besitzen zehn Chromosomen, von denen zwei dem neunten, unpaaren Chromosama in der Spermatogenese homolog sein müssen. Außer der Möglichkeit, daß die zwei charakteristischen Chromatinkörnchen in den ruhenden Kernen der Oogonien vielleicht diesen Chromosomen entsprechen, finden wir nichts, worin diese zwei Chromosomen sich von den andern acht in der Oogenese unterscheiden. Vielmehr beteiligen sich alle zehn Chromosomen in gleicher Weise an der Bildung der fünf Tetraden, und das Verhalten einer jeden der Tetraden in den zwei Richtungsteilungen, wobei die Zahl auf fünf einfache Chromosomen reduziert wird, läßt nichts Eigentümliches oder Unterscheidendes wahrnehmen.

Aus den Beobachtungen bei *Strongylus paradoxus* (s. unten) ist die Ergänzung leicht zu machen, daß bei der Auflösung der Vorkerne von *Heterakis* einige Eier Vorkerne mit gleichen Chromosomenzahlen (in diesem Fall fünf und fünf) aufweisen werden, und andre Eier Vorkerne mit ungleichen Zahlen (nämlich vier und fünf). Die Eier der ersten Klasse wären durch Spermien mit den Idiochromosomen befruchtet und hätten dadurch die Chromosomenzahl erhalten, die für das weibliche Geschlecht charakteristisch ist. Aus ihnen müssen die weiblichen Individuen entstehen. Die andre Klasse, die einen Vorkern mit fünf und einen mit vier Chromosomen enthält, muß ein Spermatozoon aufgenommen haben, dem das Idiochromosoma fehlt, und wird durch die so erlangte Zahl von Chromosomen zu Männchen bestimmt. So kommen wir zu den Kernverhältnissen der Urgeschlechtszellen zurück.

Heterakis dispar.

Diese Art aus der Gans unterscheidet sich so wenig von der verwandten *H. vesicularis*, daß sie nur weniger Worte bedarf. Die Zellen unterscheiden sich hauptsächlich durch eine größere Menge von Cytoplasma und durch einen ausgeprägteren Größenunterschied zwischen dem Idiochromosoma und den andern Chromosomen. Dadurch wirken die mikroskopischen Bilder der ersten Spermatocytenteilung viel auf-

fallender als bei *H. vesicularis*. Die Abbildungen (Fig. 34—37, Taf. XVIII) übertreiben diesen Unterschied vielleicht, weil sie von sehr stark differenziertem Material stammen, in dem die Chromosomen ungewöhnlich klein erscheinen.

H. dispar ist sehr günstig für das Studium des Idiochromosomas in seinen früheren Stadien. Fig. 30—33 entsprechen ungefähr demselben Entwicklungspunkt wie Fig. 11 von *H. vesicularis*, aber die Schnitte sind so stark entfärbt, daß die gewöhnlichen Chromosomen nur noch eine bräunliche Farbe haben. Der Eindruck, welcher auch durch Essigkarminmaterial hervorgerufen wurde, ist der, daß bei dieser Art das schlanke Idiochromosoma zusammengebogen im Nucleolus liegt, und sich während der frühen Prophase der ersten Spermatocytenteilung langsam gerade streckt.

Im Gegensatz zu *H. vesicularis* sind die homologen Elemente in den Geschlechtszellen der Weibchen überall durch ihre Größe zu erkennen. Fig. 52, Taf. XIX zeigt die zwei Idiochromosomen und die acht kleinen, gewöhnlichen Chromosomen in einer Oogonie. Bei der Eireifung bilden jene eine auffallend große Tetrade (Fig. 53), die sich genau so benimmt, wie die andern Tetraden, deren Teilungsprodukte in den Anaphasen der ersten (Fig. 54) und zweiten (Fig. 55) Reifungsteilungen sich gleichfalls als besonders große Elemente kenntlich machen. So ist es hier eine direkte Beobachtung, daß die Reifungsteilungen jedem Ei ein Idiochromosoma, sowie die gleichfalls reduzierte Zahl der andern Chromosomen überliefern.

Heterakis inflexa.

Erst als meine Untersuchung von *H. vesicularis* und *H. dispar* sich ihrem Abschluß näherte, sind mir einige Exemplare von diesem sehr geeigneten größeren Wurm in die Hände gekommen. Ich habe nur Essigkarminpräparate von je einem Männchen und einem Weibchen gemacht, aber diese genügen, um zu konstatieren, daß die Chromosomenverhältnisse dieselben sind wie bei den kleineren Arten.

Während die Eier ungefähr dieselbe Größe aufweisen wie die vorher besprochenen, sind die männlichen Zellen erheblich größer. Fig. 56—59, Taf. XIX zeigen den Verlauf der ersten Spermatocytenteilung. Wir finden im Männchen vier Tetraden von etwas verschiedener Größe, und ein Idiochromosoma, das um eine Kleinigkeit größer ist, wie die Hälfte der größten Tetrade. Bei der ersten Reifungsteilung verbleibt es noch lange im Äquator, nachdem die halben Tetraden schon weit bis an die Pole gekommen sind. Dann tritt es zögernd zu einem Pol. Es ist hier nur

eigentümlich, daß, wenn wir seine Länge in der Richtung des Spaltes ins Auge fassen, das Idiochromosoma von *H. inflexa* breiter ist als lang, statt die lange, schlanke Form zu haben, die für *H. vesicularis* und namentlich *H. dispar* charakteristisch ist.

In der Eireifung treten fünf Tetraden auf (Fig. 60), von welchen die zwei größten etwa gleich groß sind. Der Gedanke liegt nahe, daß wohl eines von diesen beiden die Idiochromosomentetrade sein muß, und daß die andre der größten Tetrade der Spermatocyten entsprechen wird.

Kreislauf der Chromosomen bei Strongylus paradoxus.

Da *Strongylus paradoxus*, welcher in großen Mengen in den kleineren Bronchien von Schweinslungen zu finden ist, lebendig gebärend ist und dementsprechend dünn beschalte Eier besitzt, bietet diese Art eine günstige Gelegenheit, die Fortsetzung der Chromosomengeschichte in den Vorgängen der Befruchtung und Eifurchung zu verfolgen.

Die Art ist eigentlich die erste, in der ich ein unpaares Chromosoma aufzudecken vermochte, denn in einem im Juli 1909 mit Essigkarmin gefärbten Hoden fand ich Spermatocytenspindeln mit einem Kreis von fünf Chromosomen, die ein kleineres Element umgaben. Spätere Kerne mit fünf und mit sechs Chromosomen konnte ich damals auch finden, aber nach Mißlingen des Versuchs, sichere Bilder von einer ungleichen Teilung zu erhalten, legte ich *Strongylus* vorläufig beiseite, und erst nach den sicheren Funden bei *Heterakis* bin ich zu ihm zurückgekehrt. Meine Beobachtungen sind zum Teil an frischen Essigkarminpräparaten angestellt, zum Teil an Schnitten, die mit Eisenhämatoxylin oder (für die Furchungsstadien) mit Hämalaun gefärbt wurden.

Schon im Jahre 1895 hat Spemann im befruchteten Ei dieser Art zwölf Chromosomen aufgefunden, was ich für einen Teil der sich furchenden Eier und für die Oogonien bestätigen kann (Fig. 100—102, Taf. XX). Bei andern Furchungsfiguren (Fig. 70—72) dagegen, und zwar sowohl in ectodermalen wie in entodermalen Zellen des Embryos konnte ich wiederholt und in sehr unzweideutigen Bildern elf Chromosomen zählen. Sehr gute Bilder von in Teilung begriffenen Spermatogonien (Fig. 73) zeigen dieselbe Zahl; und diese Tatsache, zusammen mit dem ganzen Kreislauf, den wir jetzt betrachten wollen, beweist, daß diese Embryonen Männchen sein müssen.

Die jungen Spermatocyten zeigen bei Eisenhämatoxylinfärbung einen sehr hellen Kern mit einem großen, auffallenden Nucleolus und einem kleinen, auch regelmäßig vorhandenen, tief gefärbten Körperchen.

Letzteres kann sehr wohl ein Chromosomnucleolus im Sinne Wilsons sein. Die Chromosomenfäden, wenn sie später sichtbar werden, scheinen als lange, dünne, lockere Reihen oder Perlenschnüre von färbbaren Körnchen ohne Beziehung zu diesen zwei Nucleolen zu entstehen. Ehe sie genügend voneinander abgesondert sind, um eine Zählung zu ermöglichen, sind sie schon als Paare angeordnet, mit ihren Enden fest miteinander verschmolzen, so daß sie fünf doppelwertige Chromosomen darstellen. An der Verkittungsstelle bilden sie meistens einen ausgesprochenen Winkel.

Die Geschichte des unpaaren Chromosomas wäre leichter aufzuklären, wenn die Kerne nicht chromatinähnliche Brocken enthielten, wie solche in Fig. 77 vorn unten, und in Fig. 78 hinten oben abgebildet sind. Klar ist es aber, daß der kleine Nucleolus stark heranwächst, während der größere abnimmt. Letzterer scheint mir aber wahrscheinlich identisch mit dem in Fig. 77 und 78 hervortretenden, sich jetzt schwach färbenden kugeligen Nucleolus, und in diesem Fall muß der kleinere Nucleolus allem Anschein nach mit dem auffallenden schwarzen Nucleolus von Fig. 77 und dem schließlich in Fig. 78 ans Licht kommenden unpaaren Chromosoma identifiziert werden.

Die Umgestaltung der bivalenten Chromosomen findet statt, ohne daß Kreuze oder sonstige schwer zu orientierende Bilder entstehen. Zwar finden wir gleich nach der Bildung der Paare Figuren, die den Gedanken hervorrufen, sie könnten Anfänge von Kreuzen sein. Wir sehen in Fig. 76 ein Beispiel davon. Aber die kurzen Querarme bilden sich nicht weiter aus, und bis die Kernmembran vor der ersten Reifungsteilung verschwindet, sind sie gänzlich rückgebildet. So wird diese Form wohl einfach eine besondere Art der Verkittung der Tetradenhälften sein, und das andre Chromosoma in Fig. 76 (so wie auch drei von den Chromosomen in Fig. 75) kann möglicherweise in andrer Orientierung die gleiche Grundform besitzen. Ringe, die offenbar durch Zusammenkleben der beiden Enden eines Doppelchromosomas entstanden sind, findet man nicht selten, aber der Ring scheint sich später immer wieder zu öffnen, wie wir bei dem offenen ringförmigen Chromosoma in Fig. 78 sehen, und sich dann gerade wie die andern weiter auszubilden. Alle Chromosomen werden nach und nach kürzer, kompakter und schärfer im Umriß, ohne daß die stärker gebogenen Paare ihre Krümmung verlieren. Selbst in der fertigen Spindel (Fig. 82) finden wir einige Tetraden immer noch erheblich gebogen, als Andeutung, wie sie aus zwei schräg zueinander gestellten Fäden entstanden sind.

Die erste Reifungsspindel ist eine sehr charakteristische Figur, ziemlich kurz, mit großen Centrosomen und auffallend gewölbten Seiten, die

aus den fünf Tetraden mit ihren Spindelfasern bestehen. Das unpaare Chromosoma liegt im Centrum der Gruppe, so daß es meistens nur bei Polansichten gut gesehen wird (Fig. 81). Bis zu diesem Stadium ist es bei gewöhnlicher Färbung ganz einheitlich, aber wenn es etwas blaß mit Essigkarmin gefärbt wird, zeigt es schon vor der Einordnung in die Spindel einen Längsspalt. Den Längsspalt der Tetraden sieht man auch nur bei günstiger Orientierung und Färbung. Dagegen tritt ihr Querspalt, der vermutlich mit der Verkittungslinie der früheren Chromosomen übereinstimmt, immer deutlicher zutage.

Die ausgeprägte radiale Symmetrie dieses Stadiums ist von nur kurzer Dauer. Die verschiedenen Tetraden teilen sich sehr ungleichzeitig und führen dadurch zu so unregelmäßigen Bildern, daß man nur bei sehr gut orientierten Figuren sagen kann, welche Diaden aus derselben Tetrade stammten. Ganz allgemein scheint sich eine Tetrade bedeutend früher zu teilen als die übrigen, so daß ihre Spalthälften vor den andern an die Pole rücken. Aber dieser Unterschied in dem Verhalten der einzelnen Chromosomen ist sehr variabel, und oft erreichen sogar die zwei Hälften des einen Chromosomas ihre betreffenden Pole sehr ungleich schnell. Die vier übrigen Tetraden unterscheiden sich nicht so auffallend, obwohl sie sich auch nicht alle gleichzeitig teilen.

Das unpaare Chromosoma verhält sich heterotropisch, indem es mit den Diaden ungeteilt nach einem Pol geht, und zwar ungefähr in gleichem Schritt mit der Mehrzahl der Diaden. Dadurch bleibt es so unscheinbar, daß man es nur bei einer sehr genauen Durchmusterung der Chromosomengruppen auffinden kann. In Fig. 83 ist es in der oberen Tochterplatte das zweite Chromosoma von der rechten Seite.

Wie gewöhnlich in der Spermatogenese, geht die Spermatocyte zweiter Ordnung direkt in Teilung über, ohne einen ruhenden Kern gebildet zu haben. Die Centrosomen, die sich während der Teilung stark verkleinert hatten, werden in ihren neuen Lagen wieder auffallend groß. Zwischen ihnen werden die fünf, bzw. sechs Chromosomen angeordnet, je nach der Zahl, die der betreffenden Zelle in der vorhergehenden ungleichen Teilung zufiel; aber das sechste vermag ich nicht von den andern zu zu unterscheiden. Meta- und Anaphasen verlaufen in ziemlich typischer Weise. Die Chromosomen teilen sich durch den Spalt, der längs der Tetrade lief, und schon undeutlich zur Zeit der ersten Reifungsteilung gesehen wurde. Wie in der ersten Teilung bewegen sich auch in der zweiten die Tochterelemente nicht als einheitliche Platten, sondern einige Chromosomen sind etwas früher, andre etwas später. Aber wenn sie nahe an die Centrosomen kommen, wird die neue Platte immer kom-

pakter und regelmäßiger, und in vielen, obwohl bei weitem nicht allen Polaransichten können wir die fünf (Fig. 95—97) oder sechs (Fig. 92—94) Chromosomen in einem Kreis oder einer weniger regulären Platte zählen. Auffallend ist es in diesem Stadium, daß sich die beiden Spindelhälften immer drehen, bis sie aussehen, wie wenn sie aus einer gebogenen Spindelfigur stammten (Fig. 91). Wie bei *Heterakis* gehören die Spermien von *Strongylus paradoxus* zum bekannten steif-amöboiden Typus (Fig. 98).

Die Befunde über die Eireifung sind sehr einfach. Die jungen Oocyten, welche einen großen in Eisenhämatoxylin vollständig schwarz werdenden Nucleolus besitzen, gehen sehr früh in ein Spiremstadium über, ohne den Nucleolus zu verlieren. Nachher verlieren die Fäden ihre Affinität für den Farbstoff und durch das ganze Wachstum hindurch ist der Nucleolus der einzige dunkle Teil des Kernes. Zur Zeit des Eindringens des Spermiums kommen die zwölf Chromosomen als sechs Tetraden zum Vorschein, um an dem einen Längsende des Eies die erste Richtungsteilung durchzumachen (Fig. 103).

Der erste Richtungskörper ist ein Bläschen, das innerhalb des Eies bleibt, und in dem man anfangs sechs Diaden unterscheiden kann (Fig. 104). Die sechs Diaden der Oocyte zweiter Ordnung bilden abermals eine Spindel (Fig. 105), die wieder zu einer Halbierung des Chromatinquantums führt. Dieses Stadium ist sehr leicht mit den verschiedensten Methoden zu färben, und die Bilder geben stets sechs zierliche Diaden. Da die Anaphase in Fig. 106 zeigt, daß sie alle sechs geteilt werden, steht es sicher, daß der Kern des Eies sechs Chromosomen enthält.

Der nächste wichtige Schritt, die Vereinigung der zwei Vorkerne, bringt uns zur somatischen Zahl der zwei Geschlechter zurück. Gerade vor der ersten Äquatorialplatte finden wir diese Chromosomen stets in zwei Gruppen, eine von sechs, die andre entweder von fünf oder sechs Chromosomen. Es ist einleuchtend, daß wir hier die noch getrennten väterlichen und mütterlichen Chromatingruppen zum letztenmal vor uns haben, und daß die eine Sechsergruppe aus dem Eikern stammt, die andre Gruppe aus einer oder der andern der zwei Spermatozoen-Arten. Da die Chromosomenzahl bei Weibchen zwölf und bei Männchen elf beträgt, können wir schon vor der ersten Furchung die jungen Weibchen und Männchen voneinander unterscheiden. In einem Fall wurde das männliche Geschlecht eines befruchteten Eies durch die Chromosomenzahl bestimmt, ehe die Membranen der Vorkerne aufgelöst waren (Fig. 99). Aus demselben Oviduct mit den schon oben beschriebenen männlichen Embryonen geben wir Abbildungen von entsprechenden Stadien der weiblichen Embryonen (Fig. 100, 101).

Wir haben also bei *S. paradoxus* jeden wichtigen Schritt im Chromosomenkreislauf beider Geschlechter, mit Ausnahme der Chromosomenkonjugation in den Oocyten direkt beobachtet. Da wir keine Art kennen, die erkannte Geschlechtschromosomen besitzt, für welche eine so vollständige Serie von Abbildungen veröffentlicht worden ist[1]), möchte ich betonen, daß folgende Zusammenfassung nur unsre objektiven Beobachtungen in Worte setzt:

1. Die Spermatogonien haben elf Chromosomen.
2. Zehn von diesen Chromosomen werden in den Spermatocyten durch fünf doppelwertige vertreten, die das Aussehen haben, durch Verkittung der Enden der Einzelchromosomen aneinander entstanden zu sein.
3. Das elfte Chromosoma bleibt ungepaart.
4. Dieses Chromosoma geht in der ersten Spermatocytenteilung ungeteilt in eine Spermatocyte zweiter Ordnung über, während die Tetraden sich quer (also vermutlich reduktionell) teilen.
5. Alle sechs bzw. fünf Chromosomen werden in der zweiten Spermatocytenteilung äquationell geteilt.
6. Es resultieren in gleicher Anzahl Spermatiden mit sechs und mit fünf Chromosomen.
7. Die Oogonien haben zwölf Chromosomen.
8. In der Eireifung werden sechs Tetraden in typischer Weise auf die sechs einfachen Chromosomen des Eikernes reduziert.
9. Bei der Vorbereitung des Eies zur Furchung kommen aus dem einen Vorkern sechs, aus dem andern fünf oder sechs Chromosomen heraus.
10. Es entstehen Blastulen mit elf und solche mit zwölf Chromosomen in allen Zellen, welche Zahlen die charakteristischen sind einerseits für Männchen, anderseits für Weibchen.

Teilungen der Spermatocyten bei Strongylus tenuis.

Dieser fadendünne, in dem Schleim der Cökalanhänge des Darmes bei Gänsen vorkommende Wurm bietet etwas abweichende Verhältnisse der Chromosomen. Ich habe sie an Essigkarminpräparaten von zwei männlichen Individuen studiert und habe mich auf die Untersuchung der Spermatocytenteilung beschränkt. Um die Chromosomen dieser sehr

[1]) Eine vorläufige Mitteilung von Morril (1909) gibt eine kurze Beschreibung der bis dahin fehlenden Stadien in der Oogenese und Eifurchung von *Archimerus*, *Anasa*, *Chelinidea* und *Protenor*. Demnach werden seine Bilder dieselben Vorgänge darstellen, wie sie hier gegeben werden, und wie Wilson für seinen Typus *Protenor* von Anfang an vorausgesagt hatte.

kleinen Zellen zur Anschauung zu bringen, ist es nötig, den Hoden in ähnlicher Weise, wie bei *Heterakis*, herauszupräparieren. Ein großer Teil des Hodens besteht aus einem verhältnismäßig breiten, mit klarer Flüssigkeit gefüllten Rohr, an dessen Wandung eine einzige pflasterartige Schicht von Spermatocyten erster Ordnung liegt. Am unteren Ende, wo die Reifungsteilungen die Zahl der Zellen vermehrt haben, ist das Lumen vollständig mit Geschlechtszellen aufgefüllt. Unsre Abbildungen beginnen mit Zellen aus dem untersten Teil des rohrartigen Abschnitts. Hier zeigen sich Zellen mit fünf Tetraden und einem erheblich kleineren Element (Fig. 61). Die Anordnung dieser Chromosomen in der Spindel scheint ohne feste Regel zu sein. Manchmal ist das kleine Element in der Mitte (Fig. 64), wie es bei *S. paradoxus* die Regel ist, aber sehr oft liegt es am Rande der Platte (Fig. 62, 63, 65).

Die erste Teilung macht stets den Eindruck, eine genau gleiche zu sein, aber nur in wenigen Bildern — die Zahl der Zellen ist überhaupt gering bei dieser Art — gelingt es nachzuweisen, daß jedes der sechs Elemente sich wirklich geteilt hat. Die in Fig. 64 abgebildete Polaransicht einer Zelle, bei der die zwei Tochterplatten eben angefangen haben, sich voneinander zu trennen, ist einer dieser wenigen Fälle, wo die Gleichheit der Hälften einwandfrei zur Anschauung kam. In der Äquatorialansicht von Fig. 65 sehen wir wieder, daß das hauptsächlich in Frage kommende kleine Chromosoma in seinen Hälften auf die beiden Tochterplatten verteilt worden ist.

Wir finden also in allen Spermatocyten II. O. fünf Diaden plus das kleine Chromosoma (Fig. 66). Diese Spindel ist dadurch sehr eigentümlich, daß die Chromosomen nicht in eine Ebene zu liegen kommen, sondern einige näher an einem, die andern näher am andern Pol, wobei sie mit ihren zugespitzten Enden ineinander greifen. Aber in den Tochterplatten wird diese Eigentümlichkeit aufgehoben und die Platten bilden Ebenen, wie man es sonst zu finden gewohnt ist. Das kleine Chromosoma wird jetzt dadurch auffallend, daß es gerade so, wie in der ersten Spermatocytenteilung das Idiochromosoma bei *Heterakis*, einige Zeit in der äquatorialen Ebene hängen bleibt. In den zwei Spermatocyten zweiter Ordnung in Fig. 67, die wohl Schwesterzellen sein dürfen, sehen wir die regelmäßig vorkommende Gestaltung dieses Stadiums. Das schwebende Chromosoma wird jetzt ungeteilt an eine Tochterplatte herangezogen (Fig. 68), und das Cytoplasma teilt sich. In den so entstandenen Spermatiden ist der Unterschied im Kernbestand kaum mehr nachzuweisen (Fig. 69).

Ein Rückblick auf diese Vorgänge läßt keinen Zweifel bestehen, daß das kleine Chromosoma in der Prophase der ersten Reifungsteilung ein

unpaares Idiochromosoma ist. Während die Tetraden sich in Diaden zerlegen, teilt sich dieses einwertige Chromosoma äquationell. Wenn dann in der zweiten Spermatocytenteilung die Diaden sich teilen, muß das Idiochromosoma, da es seine Teilung schon hinter sich hat, unverändert in eine der beiden Spermatiden eingebracht werden. Die jetzigen Kenntnisse über unpaare Chromosomen zwingen uns anzunehmen, daß wir es auch hier mit einem Geschlechtschromosoma zu tun haben, das bei den Weibchen in der Zweizahl vorkommen muß und sich im Kreislauf der Generationen ebenso verhält wie bei *Strongylus paradoxus* und den *Heterakis*-Arten.

Zeit der ungleichen Teilung.

Die Tatsache, daß jede der beiden Reifungsteilungen die ungleiche sein kann, legt uns die Frage nahe, ob sich etwas über die Momente erkennen läßt, die die Zeit der Idiochromosomenteilung bestimmen. Darüber wissen wir nur hervorzuheben, daß bei *Heterakis vesicularis* und *H. dispar* die Frage, ob eine gewisse Teilung die gleiche oder die ungleiche sein wird, schon bei der Bildung der Spindel durch die Orientierung des Idiochromosomas entschieden ist. In der ersten Reifungsteilung liegt es bei diesen Arten schon in der kaum fertigen Äquatorialplatte längs zur Spindel (Fig. 17), eine Lage, die bei einem Chromosoma, das nur einen Längsspalt hat, die Teilung wohl ausschließt. In der zweiten Teilung (Fig. 23) dagegen wird dasselbe Element quer statt längs zur Spindel gelegt, mit dem Spalt in der Äquatorialebene, eine Lage, die die Längsteilung unverkennbar vordeutet. So kann die Entscheidung, in welcher Mitose das Idiochromosoma ungeteilt zu einem Pol geht, nicht auf dem Grad der Adhäsion zwischen den Spalthälften im Augenblick der betreffenden Mitose beruhen, sondern muß vielmehr durch Momente in dem Teilungsmechanismus entschieden werden, die imstande sind, die Orientierung der Chromosomen schon früh bei der Bildung der Spindel zu regulieren.

Geschlecht und Geschlechtschromosomen.

Geschlechtschromosomen, das heißt Chromosomen, deren Verteilungsweise auf die Gameten eine konstante Beziehung zum Geschlecht der durch die Vereinigung dieser Gameten erzeugten Nachkommen aufweist, und die also in den Somazellen der zwei Geschlechter einen ungleichen Chromosomengehalt ergeben, sind jetzt bei sehr vielen Insekten (McClung, Stevens, Wilson u. a.), und bei einigen Arachniden (Berry, 1906),

Myriapoden (Blackman), sodann bei *Strongylocentrotus* unter den Echinoiden (Baltzer) und bei gewissen Nematoden bekannt. Ihr Vorkommen bei Vertretern von drei so grundverschiedenen Phylen wie die Arthropoden, die Echinodermen, und die Nemathelminthen, steigert erheblich die Wahrscheinlichkeit des Gedankens, daß sie einen Zustand repräsentieren, der in prinzipiell gleicher Weise weit im Tierreich verbreitet ist. Daß ein solches Verhalten bei den meisten untersuchten Tierformen nicht nachgewiesen worden ist, wird wohl zum Teil daran liegen, daß die Aufmerksamkeit nicht speziell auf diesen Punkt gerichtet war. Weiterhin aber liefern gewisse Beobachtungen bei Nematoden und Insekten deutliche Anhaltspunkte, daß Geschlechtschromosomen vorhanden und doch nicht nachweisbar sein können. Der Fall von *Ascaris megalocephala*, den Boveri (1909) und Boring (1909) schon behandelt haben, und welchen Edwards (1910) in letzter Zeit durch neue Tatsachen auf festen Boden gestellt hat, zeigt, wie leicht ein Geschlechtschromosoma sich in der Mitose so verhalten kann, daß sich nichts von ihm bemerken läßt. Wir sahen auch bei *Strongylus tenuis*, daß dieses Element so klein im Vergleich zu den andern Chromosomen sein kann, daß eine besondere Annäherung an ein andres Chromosoma genügen würde, um es selbst in anscheinend ganz klaren Bildern unwahrnehmbar zu machen. Wenn ein so kleines Chromosoma sich so verhielte, wie das »accessorische« Chromosoma, das McClung (1905) bei *Hesperotettix* beschreibt, wäre kaum zu erwarten, daß es entdeckt würde.

Bei Insekten sehen wir eine andre Weise, wie Geschlechtsunterschiede des Chromatins sich verstecken könnten. Wilson ist zwar neuerdings zu dem Schluß gekommen (1910), daß die Idiochromosomen der in der Literatur so viel genannten *Nezara* doch von verschiedener Größe sind, und daß *Oncopeltus*, die andre Gattung dieser Klasse mit angeblich gleichen Idiochromosomen, einer neuen Untersuchung bedarf; aber immerhin zeigen diese Gattungen den Weg zu äußerlich ganz gleichen Idiochromosomen, und wenn sich in solchen Fällen diese Chromosomen nicht durch ein eigentümliches Benehmen aus allen andern herausheben, so ist man wohl nicht mehr imstande, ihre Ungleichheit nachzuweisen.

Wir können es also durchaus nicht für unwahrscheinlich halten, daß ziemlich allgemein im Reiche der geschlechtlich getrennten Tiere der Unterschied zwischen Individuen, die Eier, und solchen, die Spermien produzieren, auf irgendeine strukturelle, chemische oder quantitative Eigentümlichkeit eines bestimmten Chromosomas zurückzuführen wäre, und daß die Trennung der Chromosomen in der Gametenbildung derart

verläuft, daß hier, wie in der MENDELschen Vererbung zwischen gewöhnlichen Varietäten, jede Gamete das bestimmende Element oder die Kombination für nur eine Varietät (Geschlecht) erhalten würde. Der Hauptunterschied zwischen Geschlechtsvarietäten und gewöhnlichen alternativvererblichen Varietäten würde dann darin liegen, daß jeder Fortpflanzungsakt Gameten aus den Vertretern der zwei Varietäten zusammenbringen muß. Wenn also die eine Varietät in den Heterozygoten dominiert, müssen sich alle Heterozygoten, sowie alle Homozygoten der dominanten Form (wenn solche Homozygoten überhaupt entstehen) bei jeder Befruchtung nur mit den homozygotischen Vertretern der recessiven Varietät begatten. Es leuchtet ein, daß, wenigstens von der nächsten Generation an, die Rasse ausschließlich aus homozygotischen Recessiven und Heterozygoten bestehen kann.

Wenn wir nun zu den konkreten Befunden zurückkehren, finden wir in erster Linie verschiedene Tierformen, bei welchen ein Geschlechtsdimorphismus der Spermatozoen, also ein heterozygotischer Zustand des Männchens beobachtet worden ist. Wenn aber ein Individuum zweierlei Gameten mit verschiedenem Gehalt von Determinanten produziert, ist es vom MENDELschen Standpunkt, oder sogar überhaupt vom Standpunkt der a priori Wahrscheinlichkeit, bei irgendeiner Theorie der Vererbung durch Determinanten, die glaubhafteste Annahme, daß die reichlicher mit Determinanten versehenen Gameten diejenigen sind, die die Merkmale des Individuums, von dem sie stammen, am vollständigsten in den Nachkommen reproduzieren. Ein solcher Gedankengang scheint, als McCLUNG zuerst auf die geschlechtliche Bedeutung des »accessorischen« Chromosomas aufmerksam machte, ihn beeinflußt zu haben, bei der "conclusion that the accessory chromosome is the element which determines that the germ cells of the embryo shall continue their development past the slightly modified egg cell into the highly specialised spermatozoon" (1902 a). Der Umstand, daß SUTTON (1902) glaubte, bei *Brachystola* feststellen zu können, daß in den Oogonien ein Chromosoma weniger vorhanden sei als in den Spermatogonien, verstärkte diese Anschauung.

Erst die Entdeckung STEVENS' (1905), daß *Tenebrio* in den Oogonien zwei Chromosomen hat, die dem großen Idiochromosoma der Spermatogonien gleich sind, und die gleichzeitige WILSONS (1906), daß dieser Zustand typisch ist für Tiere mit ungleichen Chromosomen, und weiter, daß eine Anzahl Formen, die ein unpaares Chromosoma in den Spermatocyten haben, zwei entsprechende Chromosomen in ihren Oogonien haben, stellten fest, daß das chromatinreichere der zwei Arten von Spermien nicht der Bestimmer des männlichen, sondern des weiblichen Geschlechts

ist. Dies führt zu gewissen Schwierigkeiten, die man durch die verschiedensten Theorien zu beseitigen versuchte. Wenn ein Geschlechtschromosoma das männliche Geschlecht bedingt, und zwei das weibliche, sind die letzteren wirklich beide dem Chromosoma des Männchens gleich? Wenn nicht, wie wird dafür gesorgt, daß nur Eier mit der einen Chromosomenart durch männchenbestimmende Spermatozoen befruchtet werden? So hielt man einige Zeit an der Hypothese einer selektiven Befruchtung fest, wie Castle sie 1903 aufgestellt hatte (siehe auch Wilson, 1906; Doncaster and Raynor, 1906).

Die Schwierigkeiten, die in einer so komplizierten Theorie liegen, wurden durch die Betrachtung des Falles der Bienen noch gesteigert, weil bei ihnen kaum ein Zweifel bestehen kann, daß alle Eier im Anfang gleich sind. Trotzdem wachsen die befruchteten Eier, mit der diploiden Chromosomenzahl und vermutlich auch der Doppelzahl von Geschlechtschromosomen zu Weibchen auf, dagegen unbefruchtete Eier, mit der reduzierten Zahl von Geschlechtschromosomen (auch mit nur der reduzierten Zahl der andern) zu Männchen. Eine Gruppe von Arbeiten über Insekten, die regelmäßig parthenogenetische Generationen hervorbringen (Morgan, 1908a, 1908b, 1909; von Baehr, 1908, 1909; Stevens, 1909), haben weiterhin gezeigt, daß dieser Unterschied im Chromatingehalt der zwei Geschlechter sehr fundamental ist. Dies wird besonders in den Arbeiten Morgans und von Baehrs durch die Tatsache klar gemacht, daß die untersuchten parthenogenetischen Eier erst dann zu Männchen aufwachsen, nachdem sie die Geschlechtschromosomen auf die halbe Zahl von denen reduziert haben, die in den Oogonien vorhanden waren. Andre Chromosomen erfahren hier keine Reduktion.

Diese Gründe haben zu dem Glauben zurückgeführt, daß die Geschlechtsbestimmung bei Orthopteren, Hemipteren und Hymenopteren bei befruchteten Eiern ausschließlich durch die Spermien vollzogen wird. Morgan will aber dabei nicht glauben, daß wir es in dem Dimorphismus der Spermien mit »Determinanten« im Mendelschen oder Weismannschen Sinne zu tun haben, sondern nur mit quantitativen Unterschieden. Diese Möglichkeit hatte bereits Wilson im Jahre 1906 in Erwägung gezogen, als er neben der Mendelschen Auffassung auch die andre Anschauung aufstellte, "that the same kind of activity that produces a male will if reinforced or intensified produce a female". Um die scheinbaren Widersprüche einer so rein quantitativen Hypothese zu umgehen, hat er später (1909 c) vorgeschlagen, wir sollten möglichst naiv annehmen, daß "a single X-element in itself causes or determines the male tendency, while two such elements in association create, or at least set free, the

female tendency . . . If fertilized by a spermatozoon that contains this element, the egg produces a female because of the introduction, not of a dominant 'female tendency', but of a second X-element".

Trotzdem ist es unverkennbar, daß wenn wir eine innere Übereinstimmung zwischen den wesentlichen Erscheinungen in der Geschlechtsvererbung und der MENDELschen Vererbung demonstrieren können, dies ein wirklicher Fortschritt im Verständnis der Vererbungserscheinungen wäre. So drängt sich die Frage auf: wie die Annahme, daß das chromatinreichere Geschlecht eine MENDELsche Homozygote ist, mit der so weit verbreiteten Meinung zu vereinigen sei, daß ganz allgemein Dominanz das Zeichen irgendeines positiven Determinanten ist, und Recessivität das Zeichen eines Merkmals, das durch die Abwesenheit eines Determinanten hervorgerufen wird? Dadurch fühlte sich CASTLE (1909), und mit ihm BATESON (1909, MENDEL's Principles of Heredity, S. 189), zu dem rätselhaften Schluß gezwungen, daß "the female is a homozygous dominant, . . . whereas the male is a heterozygous dominant, pure recessives being unknown".

Hier hat sich eine neue Definition des Begriffs »dominant« eingeschlichen, wie CASTLE eigentlich selbst anerkennt, wenn er sagt: ". . . we formerly said regarding crosses between rodents of different colors that 'gray is dominant over black' and that 'black is dominant over yellow', meaning that the contrasted characteristics were antagonistic and one excluded the other in crosses. As we now look at the matter, gray is not antagonistic to black, but contains an additional element which is wanting in black. The correctness of this view is shown by the fact that black can be changed to gray by a cross which introduces that additional element. A similar relation holds between black and yellow; black is yellow plus something else, and this something else may actually be added to yellow (by a cross with brown, for example) converting it into black". Die immer größer werdende Anzahl von Fällen dieser Art gibt uns schon bei jedem einzelnen neuen Untersuchungsobjekt eine ziemlich hohe a priori Wahrscheinlichkeit, daß das Merkmal, welches sich auf eine Heterozygote trotz des Einflusses der ihm widersprechenden Gamete aufprägt — daß dieses dominierende Merkmal durch etwas Positives in den Gameten vertreten wird, und sein Gegenteil, sein Allelomorph, durch das Fehlen desselben. Wir dürfen aber nicht vergessen, daß diese a priori Erwartung nicht auf logischer Notwendigkeit beruht, und daß eine ebenso denkbare Möglichkeit besteht, daß nämlich in irgendeinem Fall ein »negatives« Merkmal, welches auf den Mangel eines der Determinanten in den Gameten beruht, trotzdem in der Heterozygote über

sein positives Gegenteil dominiert. Nehmen wir zum Beispiel an, daß eine gewisse diskontinuierliche Variation durch einen bestimmten Stoff in den Gameten hervorgerufen wird, und daß die Morphologie der Gameten innerhalb enger Grenzen bestimmt, welches Quantum von diesem Stoff in jeder Gamete vorkommt, die ihn überhaupt besitzt. Nehmen wir ferner in diesem idealen Fall an, daß das in einer Gamete enthaltene Quantum nicht genügt, aber daß das in zwei Gameten enthaltene Quantum genügt, um das Tier über die Schwelle der diskontinuierlichen Variation zu bringen. Unter solchen Bedingungen müßte die Heterozygote das Merkmal aufweisen, welches ihm die defekte Gamete verleiht, und die Abwesenheit des Determinanten dominiert über sein Vorhandensein.

Der Wert dieses idealen Falles für unsre Betrachtung liegt darin, daß er in symbolischer Form genau den Zustand in der Geschlechtsvererbung bei *Heterakis*, *Strongylus*, *Protenor* usw., wiedergibt. Dabei habe ich nur die Annahmen zusammengebracht, einerseits von Wilson, daß ein X-Element, so lange es ungepaart bleibt, die Tendenz zum Männchen hervortreten läßt, aber zwei solche Elemente vereint die weibliche Tendenz auslösen, und andrerseits von Castle, daß "the female is the male condition plus a distinct unit-character Mendelian in heredity".

Castle läßt letztere Darlegung synonymisch mit der Behauptung sein, das Weibchen sei dominierend. Aber mir scheint es dem Worte »dominant« eine gefährliche Zweideutigkeit zu verleihen, wenn wir durch irgend ein andres Kriterium unterscheiden, ob eine Varietät dominant ist, als durch die Frage, ob diese Varietät dem Heterozygoten ihre specifischen Merkmale verleiht. Das heißt, eine Form sollten wir nur dann dominant nennen, wenn sie sich fähig zeigt, über etwas zu dominieren. Daraus ergibt sich, daß eine Mendelsche Erklärung der Geschlechtsverhältnisse das heterozygotische Geschlecht als dominant betrachten kann, aber nie das homozygotische, selbst wenn dieses reichlicher mit Chromosomen ausgestattete Kerne hat, als das heterozygotische Geschlecht.

Es besteht jetzt kein Hindernis mehr, glaube ich, zur Annahme der Hypothese, daß alle X-Chromosomen in einer weibchenbestimmenden Richtung wirken, aber daß erst zwei zusammen stark genug sind, um ausschlaggebend zu werden. In Mendelscher Weise gesagt, würde dies heißen: das Ei, das durch ein Spermium mit dem X-Element befruchtet wird, wächst zum Weibchen heran, nicht wegen des Hineinbringens einer dominanten weiblichen Tendenz, sondern wegen der Einführung eines zweiten recessiven Determinanten für Weiblichkeit. Nach einer Abhandlung, die mir soeben in die Hände gekommen ist, scheint auch Wilson (1910b) in der Tatsache, daß das heterozygo-

tische, oder wenigstens heterogametische Geschlecht dem Mangelzustand im Vergleich zum homozygotischen Geschlecht entspricht, kein Hindernis zur Anschauung zu finden, daß diese Homozygote echt recessiv ist.

Nach dieser Hypothese enthält die recessive Homozygote zwei Determinanten von einer Sorte, die in der Heterozygote nur durch eine vertreten wird, entbehrt aber keinen Determinanten oder sonstigen Bestandteil, der in den Heterozygoten zu finden ist. Für unsre Anschauung würde es nicht ohne weiteres einen inneren Widerspruch bedeuten, wenn wir annehmen sollten, daß die dominierenden männlichen Merkmale schlechthin Mangelzustände wären, im Vergleich zu den recessiven weiblichen Merkmalen. Aber für unvergleichlich glaubhafter müssen wir es doch halten, daß die sehr ausgeprägten positiven Kennzeichen des Männchens auf positive stoffliche Determinanten zurückzuführen sind. Vielleicht dürften wir diese in den gewöhnlichen Chromosomen suchen; jedenfalls existieren sie auch in den weibchenbestimmenden Gameten. So wäre der dominierende Einfluß des Fehlens eines X-Chromosomas nur eine Auslösung von männlichen Determinanten, die stets vorhanden sind, und die männlichen Merkmale wären latent in allen Weibchen.

Erblichkeit und Geschlechtschromosomen[1].

Wenn wir bedenken, daß bei *Heterakis dispar* das Geschlechtschromosoma ungefähr die Größe von zwei gewöhnlichen Chromosomen hat, und daß also das weibchenbestimmende Spermium etwa 50% mehr Chromosomenstoff enthält, wie das männchenbestimmende, und daß auch bei manchen andern Tieren die Proportion eine ähnliche ist (z. B. bei *Phylloxera* und den Aphiden), drängt sich die Frage auf, ob wir nicht noch andre Funktionen dieser Chromosomen ausfindig machen können, als die bloße Bestimmung des Geschlechts; ob sie sonst keinen nachweisbaren Einfluß auf erbliche Merkmale der Nachkommen ausüben. Haben wir nicht hier endlich eine Chromosomenart, bei der wir eine experimentelle Antwort auf solche Fragen erhoffen dürfen? Wenn wir vermuten, daß irgendein bestimmtes Chromosoma die Bedingung für gewisse Merkmale in den Nachkommen in sich enthält, muß diese Idee gewöhnlich eine erfolglose Spekulation bleiben, weil wir die Nachkommenschaft nicht in zwei Gruppen einteilen können, die das in Frage stehende Chromosoma besitzen und nicht besitzen. Aber im Falle des bei ge-

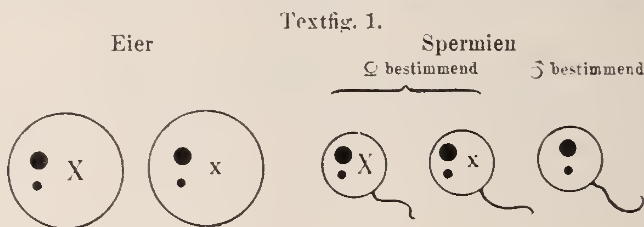
[1]) Anmerkung bei der Korrektur. Erst nach Absendung dieser Arbeit an die Redaktion wurde ich mit einem Aufsatz von SPILLMAN (The Americ. Naturalist 1909) bekannt, in welchem der Hauptgedanke dieses Kapitels bereits ausgesprochen ist.

wissen Tracheaten und Nematoden jetzt bekannten »X-Chromosoma« können wir mit Bestimmtheit Klassen von Nachkommen nennen, die ein gewisses Chromosoma von einem gewissen Vorfahren geerbt bzw. nicht geerbt haben.

Ein Weibchen z. B. enthält alle Determinanten, die sein Vater in seinem X-Chromosoma hatte, plus alle, die in einem der beiden X-Chromosomen der Mutter waren. Solche Determinanten erhält es also nur von der väterlichen Großmutter, und von einem der mütterlichen Großeltern. Beim Männchen ist die Herkunft derselben Determinanten auf die Erbschaft von einem der mütterlichen Großeltern beschränkt. Der Stammbaum einer Varietät, die durch eine Eigentümlichkeit eines X-Chromosomas hervorgerufen wird, müßte sich also genau so verzweigen, wie wenn alle Männchen parthenogenetisch erzeugt würden.

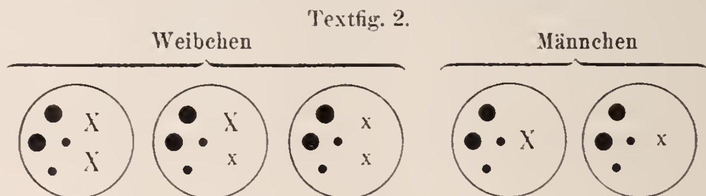
Um dies symbolisch auszudrücken, können wir zwei X-Chromosomen, die sich irgendwie voneinander unterscheiden, mit den Buchstaben X und x bezeichnen. Wenn wir die reduzierte Zahl aller übrigen Chromosomen diagrammatisch durch zwei ungleich große, schwarze Kreise anzeigen (●. •), so haben wir folgende Gametenmöglichkeiten:

Textfig. 1.



welche folgende Kombinationen von Zygoten ergeben:

Textfig. 2.



wobei im Männchen die mütterliche Erbschaft allein bestimmend ist, in bezug auf Merkmale, die durch Veränderungen im X-Chromosoma bedingt werden. Ferner, ganz gleichgültig wie viele Kreuzungen vorausgegangen sind, gibt dieses Männchen dieses Chromosoma und die damit verbundene mütterliche Erbschaft allen seinen Töchtern rein und unverändert weiter.

Die Literatur weist schon einige Beispiele von Vererbung auf, die sich nach diesem Prinzip erklären lassen. Die einzigen Fälle von alternativ vererbten Merkmalen, die eine genau nach diesem Schema beschränkte Vererbung aufweisen, beziehen sich leider auf gewisse erbliche menschliche Gebrechen, nämlich auf Farbenblindheit und Hämophilie. Selbstverständlich wird das Studium solcher beim Menschen vorkommenden Fälle durch die Unmöglichkeit, direkte Versuche auszuführen, sehr erschwert, und es wird deshalb wohl besser sein, sie erst später in Betracht zu ziehen, nachdem wir die folgenden etwas abweichenden Erscheinungen betrachtet haben, die sich auf einen Schmetterling und zwei Vogelarten beziehen.

Der Stachelbeerspanner, *Abraxas grossulariata*, hat eine sehr seltene blasse Varietät (*lacticolor*), die bis jetzt in der Natur nur in weiblichen Exemplaren gesehen worden ist. Doncaster und Raynor (1906; s. auch Doncaster, 1908) haben ihre Vererbungsweise untersucht und die Bedingungen festgestellt, unter denen männliche Exemplare von *lacticolor* auftreten. Weibliche *lacticolor* kreuzte Doncaster mit *grossulariata*-Männchen, und bekam eine erste Generation (F_1), äußerlich alle *grossulariata*; — ein Beweis, daß *grossulariata* dominiert. Da eine recessive Form überhaupt nur bei Homozygoten sichtbar wird, können wir den Schluß ziehen, daß die Mütter (*lacticolor*) Homozygoten waren. So war vorläufig auch anzunehmen, daß die *grossulariata* von F_1 alle Heterozygoten waren. Wenn Doncaster sie untereinander paarte, bekam er aber das sonderbare Resultat, daß alle Männchen der nächsten Generation (F_2) den *grossulariata*-Charakter zeigten, ungefähr die Hälfte der Weibchen dagegen waren *lacticolor*. Daß diese Eigentümlichkeit nicht von den Männchen herrührt, bewies er durch Kreuzung von Männchen aus F_1 mit *lacticolor*-Weibchen. Die Nachkommen zeigten hier die typischen Verhältnisse bei der Kreuzung einer Heterozygote mit der reinen Recessiven — gleiche Zahlen von beiden Varietäten unter beiden Geschlechtern. Die *lacticolor*-Männchen aus dieser letztgenannten Zucht waren die ersten, die man je gesehen hatte. Durch diese Männchen wurde es möglich, die Konstitution der Gameten aus den F_1-Weibchen (*grossulariata* im Aussehen) nachzuprüfen. In der Kreuzung von diesen beiden ergab es sich, daß die (vermutlich heterozygotischen) Mütter allen ihren männlichen Nachkommen die dominante *grossulariata*-Farbe überlieferten, aber daß ihre weiblichen Nachkommen ausschließlich die Farbe des recessiven Vaters trugen. Um das Experiment zu ergänzen, hat Doncaster möglichst reine *grossulariata*-Weibchen aufgesucht, nämlich wilde Weibchen aus einer Gegend, wo die *lacticolor*-Varietät gänzlich unbekannt ist, und hat diese auch mit den *lacticolor*-Männchen gekreuzt. Hier bekam er

wieder nur *lacticolor*-Weibchen und heterozygote *grossulariata*-Männchen, gerade wie im vorigen Experiment.

Aus der ganzen Versuchsreihe ergibt sich, daß, obwohl alle Nachkommen von dem Vater solche Merkmale ererben, wie aus seiner zygotischen Zusammensetzung nach der Mendelschen Regel zu erwarten ist, in der Vererbung von der mütterlichen Seite folgende eigentümliche Tatsachen einer Erklärung bedürfen:

1. Keine Tochter zeigt eine sichtbare Erbschaft von der Mutter in bezug auf den Farbenunterschied dieser zwei Varietäten.

2. Alle Söhne ererben von der Mutter das Merkmal, das in ihr sichtbar ist, die gleiche Erbschaft nämlich, die sie von ihrem Vater bekam. Erblicher Einfluß von der mütterlichen Großmutter ist nach den Experimenten nicht vorhanden. Wenn ein Sohn verschiedene Erbschaften von den zwei Eltern erhält, so ist er eine gewöhnliche Mendelsche Heterozygote, mit Dominanz der einen (*grossulariata*)-Varietät.

Diese wichtigen Befunde haben ein so exaktes Gegenstück bei gewissen Vogelvariationen, daß es überflüssig ist, letztere sehr eingehend zu beschreiben. Die »Zimtfarbe« bei Kanarienvögeln, mit der damit verbundenen Pigmentlosigkeit der Augen (Durham and Marryat, 1908) verhält sich zur grünen Farbe genau so wie *lacticolor* zu *grossulariata*. Die Querstreifung der Federn bei Hühnern (Goodale, 1909) verhält sich zur einfachen braunen oder schwarzen Farbe ebenfalls genau so wie *grossulariata* zu *lacticolor*. In diesen beiden Fällen bekommen die weiblichen Vögel keine sichtbare Erbschaft von der Mutter in bezug auf das untersuchte Merkmal, und geben ihre väterliche Erbschaft allen ihren Söhnen ungeschwächt weiter. Wo ein Männchen verschiedene Erbschaften von den zwei Eltern erhält, dominiert Grün über Zimtfarbe bei Kanarienvögeln, und Querstreifung über einfache Färbung bei Hühnern.

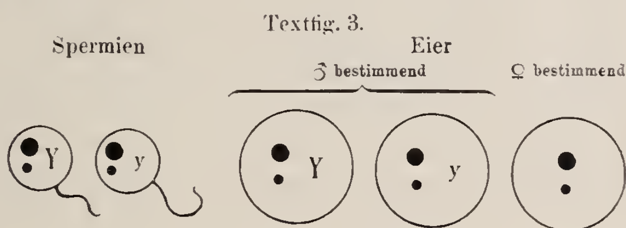
Ein vierter Fall, auch bei Hühnern, ist so kompliziert, daß es wohl am zweckmäßigsten sein wird, einfach auf Batesons Beschreibung (1909) der Untersuchungen, die er gemeinschaftlich mit Punnett gemacht hat, zu verweisen. Diese Autoren analysierten die Vererbung einer gewissen Hautfarbe bei Hühnern mit dem Resultat, daß man einen farbenhemmenden Faktor annehmen muß, der so vererbt wird, wie das *grossulariata*-bestimmende Element in der Kreuzung mit *lacticolor*.

Es leuchtet ein, daß jede Hypothese zur Erklärung dieser Art Vererbung zweierlei Eier annehmen muß, von denen die einen Weibchen, die andern Männchen erzeugen, und daß diese zwei Sorten von Eiern auch zugleich konstante Unterschiede in ihrem Gehalt an Farbendeterminanten aufweisen können.

Schon am Anfang dieses Kapitels haben wir a priori die Erwartung aufgestellt, daß eine Vererbung somatischer Merkmale durch Geschlechtschromosomen zu finden sein dürfte. Das Kennzeichen für diese Vererbung wäre, daß bei allen Männchen die Vererbung ausschließlich von der Mutter kommen müßte und daß diese Männchen allen ihren Töchtern dieselbe mütterliche Erbschaft wieder rein übergeben müßten. Die vorliegenden Eigentümlichkeiten in der Vererbung bei *Abraxas*, Kanarienvögeln und Hühnern, unterscheiden sich von dieser Erwartung nur darin, daß die Geschlechtsverhältnisse umgekehrt sind. Bei den Weibchen ist hier die Vererbung rein väterlich, und diese Weibchen geben ihren Söhnen ihre väterliche Erbschaft unvermischt weiter.

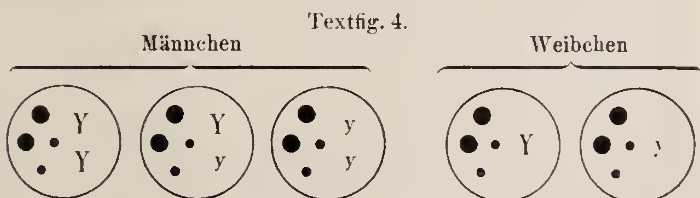
So halte ich es in hohem Grade für wahrscheinlich, daß bei diesen Arten die Eikerne so beschaffen sind, wie wir vorhin für Spermienkerne vermutet haben; die Spermienkerne umgekehrt müssen so beschaffen sein, wie wir es für die Eikerne annahmen; und das Geschlechtschromosoma gehört nicht zur weibchenbestimmenden Gamete, sondern zur männchenbestimmenden. Wenn wir also nach Wilson dem für die männchenbestimmende Gamete eigentümlichen Chromosoma den Buchstaben Y geben, und danach das früher in diesem Kapitel (Seite 368) gegebene Schema den Geschlechtsverhältnissen bei *Abraxas* anpassen, bekommen wir die Gameten:

Textfig. 3.



und die Zygoten:

Textfig. 4.



Wenn wir ein nach diesem Schema abwesendes Y oder y durch ein O ausdrücken, ergeben die Befunde bei Doncasters Experimenten an *Abra-*

xas die folgende Tabelle, wobei ich Y die dominante Farbe von *grossulariata* bedingen lasse, und y die recessive Farbe von *lacticolor*:

Eltern	Konstitution	Gameten	Nachkommen
1. *lact.* ♀	Oy	O, y	YO = *gross.* ♀
gross. ♂	YY	Y, Y	Yy = *gross.* ♂
2. *gross.* ♀	YO	Y, O	YO = *gross.* ♀ YY = *gross.* ♂
heteroz. ♂	Yy	Y, y	Yy = *gross.* ♂ Oy = *lact.* ♀
3. *lact.* ♀	Oy	O, y	YO = *gross.* ♀ Yy = *gross.* ♂
heteroz. ♂	Yy	Y, y	Oy = *lact.* ♀ yy = *lact.* ♂
4. *gross.* ♀	YO	Y, O	Yy = *gross.* ♂
lact. ♂	yy	y, y	Oy = *lact.* ♀

Die bis jetzt veröffentlichten Diskussionen der cytologischen Erklärung von Vererbung dieser Art beruhen auf Batesons Hypothese, daß alle *grossulariata*-Weibchen Heterozygoten sind, mit der Varietät *lacticolor* recessiv vertreten; und ferner daß eine Repulsion zwischen dem Weibchenbestimmenden und dem *grossulariata*-bestimmenden Element besteht. Infolgedessen gerät das *grossulariata*-Element jedesmal (wenn es überhaupt vorhanden ist) ins männchenbestimmende Ei, und das weibchenbestimmende Ei bleibt stets eine reine *lacticolor*-Gamete. Darnach findet das anscheinende Fehlen einer Vererbung von Mutter zu Tochter seine Erklärung darin, daß die Töchter von der Mutter nur eine recessive Erbschaft erhalten. So müssen sie zur recessiven Varietät gehören, wenn die Gamete vom Vater auch recessiv ist, und (äußerlich) zur dominanten, wenn der Vater ihnen diese Erbschaft übergibt. In beiden Fällen bewirkt die angenommene Repulsion von Determinanten eine Vererbung unter ihren Söhnen derart, wie wenn die Weibchen Homozygoten für die in ihnen sichtbare Varietät wären.

Castle (1909) läßt ein X-Chromosoma in dieser Species weibchenbestimmend und sein Fehlen männchenbestimmend wirken. In Einklang mit seiner Annahme, daß recessive Merkmale nur das Fehlen der dominanten Determinante nachweisen, deutet für ihn das Zeichen L (Determinante für *lacticolor*) nur die Bildung von Gameten an, die G (Determinante für *grossulariata*) entbehren. So kann er sagen: "the gametic

coupling of the female character, with the *lacticolor* character, whenever a doubly differential cell division occurs, is doubtless due to the fact that the *grossulariata* character acts as the 'synaptic mate' to the X-element, leaving absence of G (i. e. L) associated with X".

Aus dieser Anschauung geht hervor, daß G seinen Sitz in einem Y-Element hat. So findet er eine mögliche Erklärung für das Auftauchen von *lacticolor*-Weibchen in "reduction divisions, in spermatogenesis, in which the two Y-elements fail to segregate as normally, forming in consequence a sperm-cell which lacks Y (the *grossulariata* character). If such a sperm-cell fertilizes an egg of the constitution LX, a *lacticolor* female is certain to result".

Wilson hält diese Erklärung für cytologisch unwahrscheinlich. "Even though L be regarded as merely the absence of G, this probably does not mean the absence of an entire chromosome, but rather the absence from the G-chromosome of a particular pigment-producing factor. I would therefore regard it as a more plausible guess that a Y-element is present in both sexes, and that both have the same number of chromosomes, the female zygote formula being XY and the male YY, as the facts in the sea-urchin suggest." Die angebliche Tatsache, daß die weibchenbestimmenden Eier alle Träger des *lacticolor*-Merkmals sind, könnte dann nach Wilson durch eine Assoziation derjenigen Chromosomen, die die G- oder L-Merkmale tragen, mit den X- und Y-Chromosomen ihre Erklärung finden. Diese Assoziation oder Kuppelung von Chromosomen müßte jedesmal stattfinden, wo X und Y sich trennen, und müßte so verlaufen, daß ein L immer in dieselbe Gamete mit dem X geriete und die andern zwei Chromosomen, entweder G und Y oder L und Y, in die andre Gamete. McClungs Befunde bei Acrididen (1905) würde eine Vorstellung von einer solchen Kuppelung geben.

Wilson drückt die Erblichkeitsverhältnisse bei *Abraxas* in der auf S. 372 reproduzierten Tabelle aus.

Es braucht kaum gesagt zu werden, daß in der Vererbung

Wilsons	LX-Gamete	meiner	O-Gamete	entspricht
»	GY- »	»	Y- »	»
»	LY- »	»	y- »	» .

Mein Vorschlag stimmt teilweise mit Castles Hypothese überein, insofern als er die Unmöglichkeit, das G-Element in eine weibchenbestimmende Gamete zu bringen, als einen Beweis auffaßt, daß die G-bestimmende Funktion in einem Y-Chromosoma begründet ist. Auch berührt mein Vorschlag denjenigen Wilsons in den zwei Punkten, daß

Eltern	Konstitution	Gameten	Nachkommen
1. *lact.* ♀	LLXY	LX. LY	GLXY = *gross.* ♀
gross. ♂	GGYY	GY. GY	GLYY = *gross.* ♂
			GLXY = *gross.* ♀
2. *heteroz.* ♀	GLXY	GY. LX	GGYY = *gross.* ♂
heteroz. ♂	GLYY	GY. LY	GLYY = *gross.* ♂[1]
			LLXY = *lact.* ♀[1]
			GLXY = *gross.* ♀
3. *lact.* ♀	LLXY	LX. LY	GLYY = *gross.* ♂
heteroz. ♂	GLYY	GY. LY	LLXY = *lact.* ♀
			LLYY = *lact.* ♂
4. *heteroz.* ♀.	GLXY	GY. LX	GLYY = *gross.* ♂
lact. ♂	LLYY	LY. LY	LLXY = *lact.* ♀

wir beide das L nicht als ein Fehlen des G-Chromosomas auffassen, sondern nur als das Fehlen (oder vielleicht Verändertsein) eines farbenbestimmenden Faktors in ihm; und daß wir den Weibchen von *Abraxas* ein Y-Chromosoma und den Männchen zwei Y-Chromosomen zuschreiben. Freilich nimmt Wilson aus theoretischen Gründen auch ein X-Chromosoma bei den Weibchen und den weibchenbestimmenden Eiern an, wo meine Tabelle nur ein O zeigt. Ich möchte dieses O jedoch nicht als Vorurteil gegen ein X-Chromosoma aufgefaßt wissen, sondern es nur als ein Zeichen dafür gebrauchen, daß wir kein Chromosoma in diesen unbefruchteten Eiern finden, welches an der Bestimmung dieses Varietätenunterschieds beteiligt ist. Die Nachkommen aus diesen mit O bezeichneten Eiern — nämlich die Weibchen — verhalten sich in bezug auf die Vererbung der *lacticolor*-Variation genau wie wenn sie keine Mutter, sondern nur einen Vater hätten.

So finde ich in diesen Experimenten Grund für die Annahme, daß jedes Spermium und jedes männchenbestimmende Ei ein Y-Chromosoma besitzt, das bei den weibchenbestimmenden Eiern fehlt. Auf die Frage, ob diese Eier ein X-Chromosoma an Stelle des Y der andern Eier haben, wie es von Baltzer bei *Strongylocentrotus* gefunden worden ist, könnte wohl nur ein cytologisches Studium Licht werfen, und wir müssen es sehr bedauern, daß Wilson die Reifungsteilungen bei *Abraxas* außerordentlich ungünstig für eine Untersuchung gefunden hat.

[1]) Ich erlaube mir, diese zwei Zeilen einzusetzen, die wahrscheinlich durch einen Druckfehler aus Wilsons Tabelle ausgefallen sind. Die Tabellen von Doncaster und von Castle enthalten sie.

Die menschlichen Fälle von geschlechtlich beschränkter Erbschaft bei Farbenblindheit und Hämophilie, welche in Batesons ausführlicher Abhandlung (1909) behandelt werden, stellen uns sehr ähnliche Erscheinungen vor Augen, wie die Vererbung von *lacticolor*. Der Mangel an ausgedehnten Generationsreihen läßt die genaue Bedeutung der erforschten Familienstammbäume etwas unsicher erscheinen, aber soviel wenigstens ist festgestellt, daß diese Abnormitäten viel seltener bei Frauen wie bei Männern sind, und daß die Söhne eines solchen Mannes sehr selten (wahrscheinlich nie, solange die Frau eine völlig normale Erbschaft hat) die Belastung ererben, und daß sie dieselbe auch ihren Kindern nicht übertragen. Die Töchter zeigen sie auch meistens nicht, aber übertragen sie vielen ihrer Söhne. In dem seltenen Fall, daß eine Frau die Abnormität zeigt, überträgt sie dieselbe allen ihren Söhnen.

Diese Eigentümlichkeiten in der Vererbung stimmen genau überein mit der Überlieferung eines durch Determinanten in dem X-Chromosoma bedingten recessiven Merkmals bei Tieren, die eine Geschlechtsbestimmung durch die Spermatozoen in der Weise von *Protenor*, *Heterakis* usw. oder ebensogut in der Weise von *Lygaeus* (Wilsons zweite Klasse; s. »Studies in Chromosomes« III.), zeigen. Unser Schema auf S. 366 hat den Typus solcher Vererbung schon dargelegt.

Bateson (1909, S. 172 u. 231) hat speziell für diese wenigen menschlichen Fälle die komplizierte Kombination von Annahmen aufgestellt, daß das Gebrechen bei Männern dominiert und bei Frauen recessiv ist, und daß eine Kuppelung der Determinanten beim Spermium auch noch dazu kommt. Er hat diese Erklärung auf keine andern Fälle der beschränkten Vererbung bezogen.

Meine Hypothese für alle diese Erscheinungen verlangt dieselben Zahlenverhältnisse in den Bastardfamilien, wie die zwei Hypothesen, die Bateson einerseits auf die Vererbung bei *Abraxas* und den Vögeln, anderseits auf die Fälle dieser menschlichen Gebrechen angewandt hat. Wir können deshalb durch keine Züchtungsversuche eine Entscheidung zwischen ihnen suchen, sondern nur durch einen Vergleich ihrer inneren Wahrscheinlichkeit und durch den Grad ihrer Vereinbarkeit mit cytologischen Entdeckungen. Die tiefe Übereinstimmung zwischen diesen Befunden bei einem Schmetterling, bei Kanarienvögeln, Hühnern und beim Menschen legt wenigstens vorläufig die Vermutung nahe, daß sie alle im wesentlichen die gleiche Ursache haben. Die Annahme, daß die Vererbung dieser Varietäten durch ein Geschlechtschromosoma geschieht, das bei einigen Tierformen ein X-Chromosoma, charakteristisch für die weibchenbestimmenden Gameten, und bei andern ein Y-Chromosoma,

charakteristisch für die männchenbestimmenden Gameten (wie das Chromosoma im männlichen Ei von *Strongylocentrotus*) ist, halte ich für die einfachste Hypothese, die alle diese Fälle ungezwungen nach einem einheitlichen Typus erklärt. Ferner stimmt sie so vollständig mit cytologischen Befunden aus sehr verschiedenen Tierklassen überein, daß wir berechtigt wären, selbst wenn wir die besprochenen Fälle nicht kennten, solche Fälle beschränkter Vererbung zu suchen.

Ein systematisches Sammeln neuer Fälle solcher Art von Vererbung[1]), verbunden mit einer sorgfältigen Analyse der Resultate und einem cytologischen Studium der Gameten, wird von höchstem Wert sein, um die Funktion der Chromosomen bei der Übertragung erblicher Merkmale zu ergründen.

Zusammenfassung.

1. *Heterakis vesicularis, H. dispar, H. inflexa, Strongylus paradoxus* und *S. tenuis* haben im Männchen eine ungerade Chromosomenzahl: 2 n + 1, im Weibchen eine gerade: 2 n + 2. Hierbei ist bei den untersuchten *Heterakis*-Arten n = 4, bei den *Strongylus*-Arten n = 5.

2. Alle reifen Eier sind gleich und besitzen n + 1 Chromosomen.

3. Dagegen werden durch eine ungleiche Teilung in der Samenreifung in gleicher Zahl zwei Arten von Spermien hervorgebracht — die einen mit n Chromosomen, die andern mit n + 1.

4. Bei *Strongylus tenuis* ist die zweite Spermatocytenteilung die ungleiche, bei den andern Arten die erste Spermatocytenteilung.

5. Die Bilder bei *Strongylus paradoxus* scheinen für eine »Präreduktion« zu sprechen, so daß also hier anscheinend die Wanderung des unpaaren Chromosomas in die eine der beiden Tochterzellen mit der Re-

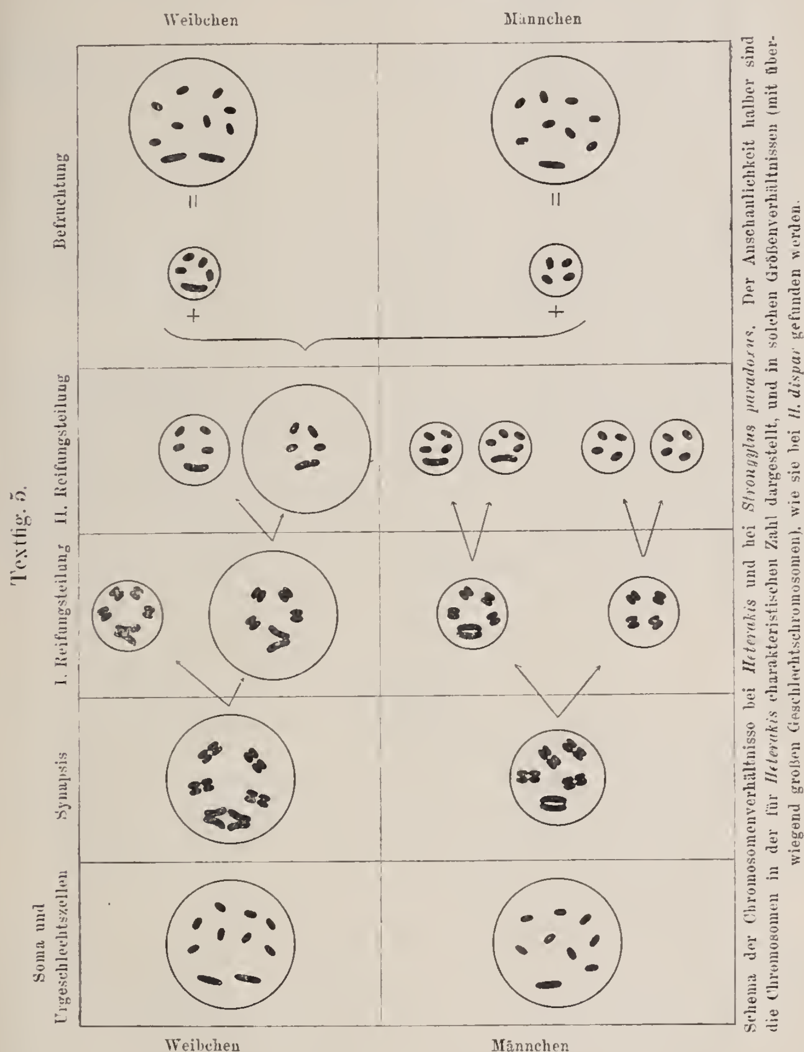
---

1) Ein sehr wichtiger Fall, der meine Theorie, sowie auch Wilsons Theorie der Geschlechtsbestimmung vielleicht auf die Probe stellen kann, ist von Hagedoorn (1909) mitgeteilt worden. Nach ihm sind Hennen mit der sogenannten »Bantiva-Farbe« regelmäßig heterozygotisch für eine braunrote Färbung, während die Hähne aus reinen Schlägen homozygotisch sind. Gelegentlich soll es aber homozygotische Bantiva-Hennen geben, und wenn diese mit heterozygotischen Hähnen gepaart werden, sollen sie zu einem stabilen Schlag führen, dessen Männchen stets heterozygotisch, und dessen Weibchen stets homozygotisch sind. Das Vorkommen dieser beiden Zustände in derselben Species ist kaum erklärlich, ohne die Annahme einer selektiven Befruchtung. Leider hat Hagedoorn die Experimente nicht eingehend genug beschrieben, um ein Urteil zu ermöglichen, ob nicht irgendeine übersehene Tatsache in diesen komplizierten Erblichkeitsverhältnissen vielleicht zu einer Täuschung geführt hat.

duktion der andern Chromosomen zusammentrifft. Die Synapsisbilder bei *Heterakis* sind ungünstig für die Entscheidung dieses Punktes.

6. Die Befruchtung eines Eies durch ein Spermium mit n Chromo-

Textfig. 5.



Schema der Chromosomenverhältnisse bei *Heterakis* und bei *Strongylus paradoxus*. Der Anschaulichkeit halber sind die Chromosomen in der für *Heterakis* charakteristischen Zahl dargestellt, und in solchen Größenverhältnissen (mit überwiegend großen Geschlechtschromosomen), wie sie bei *H. dispar* gefunden werden.

somen gibt eine Furchungsspindel, einen Embryo und einen ausgewachsenen Wurm mit 2 n + 1 Chromosomen. Dies sind Männchen. (Kreislauf bei *S. paradoxus* beobachtet. Siehe obenstehende Textfigur.)

7. Die Befruchtung eines Eies durch ein Spermium mit n + 1 Chromosomen gibt eine Furchungsspindel, einen Embryo und einen ausgewach-

senen Wurm mit $2n + 2$ Chromosomen. Dies sind Weibchen. (Kreislauf bei *S. paradoxus* beobachtet.)

8. Die Ursache der ungleichen Häufigkeit von Männchen und Weibchen ist noch nicht aufgeklärt.

9. Die Momente, die darüber entscheiden, ob das Idiochromosoma in der ersten Reifungsteilung halbiert werden soll oder nicht, treten früh genug in Kraft, um bestimmend auf die Orientierung dieses Chromosomas in der Spindel zu wirken.

10. Das unpaare Chromosoma ist eine recessive Determinante des weiblichen Geschlechts; oder vielleicht besser ausgedrückt: Das Fehlen dieses Chromosomas in einer Gamete hat eine dominante Wirkung, indem dadurch der Einfluß der in allen Gameten enthaltenen Determinanten des männlichen Geschlechts ausgelöst wird.

11. Die Vererbung von Merkmalen, die durch die Geschlechtschromosomen übertragen würden, müßte genau solchen eigentümlichen geschlechtlichen Beschränkungen unterworfen sein, wie solche experimentell bei gewissen Vererbungserscheinungen bei Schmetterlingen, Vögeln und beim Menschen bekannt geworden sind. Solche Vererbung wird bei weiter ausgedehnten experimentellen und cytologischen Studien als Prüfstein für die Rolle einzelner Chromosomen bei der Vererbung dienen können.

Literatur.

von Baehr, W. B. 1908. Über die Bildung der Sexualzellen bei Aphididae. Zool. Anz. Bd. XXXIII. S. 507—517.

—— 1909. Die Oogenese bei einigen viviparen Aphiden und die Spermatogenese von Aphis saliceti. Arch. f. Zellf. Bd. III. S. 269—333.

Baltzer, F. 1908. Über die Größe und Form der Chromosomen von Seeigeleiern. Verh. d. deutsch. Zool. Ges. 1908.

—— 1909. Die Chromosomen von Strongylocentrotus lividus und Echinus microtuberculatus. Arch. f. Zellf. Bd. II. S. 549—632.

Bateson, W. 1909. Mendel's Principles of Heredity. Univ. Press. Cambridge 1909.

Bateson, W., E. R. Saunders and R. C. Punnett. 1906. Experimental studies in the physiology of heredity. 3rd Rep. Evol. Comm., R. Soc. London. p. 1—53.

van Beneden, Ed., et Ch. Julin. 1884. La Spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique. Année 53. 3me sér. T. VII.

Berry, E. H. 1906. The "accessory chromosome" in Epeira. Biol. Bull., Vol. XI. p. 193.

Blackman, M. W. 1905. The spermatogenesis of Myriapods. III. The spermatogenesis of Scolopendra heros. Bull. Mus. comp. Zool., Harvard Coll. Vol. XLVIII.

Boring, A. M. 1909. A small chromosome in Ascaris megalocephala. Arch. f. Zellf. Bd. IV. S. 120—131.

Boveri, Th. 1908. Über die Beziehung des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung. Sitz. Phys. med. Ges. Würzburg. Dez. 1908.

—— 1909. Über »Geschlechtschromosomen« bei Nematoden. Arch. f. Zellf. Bd. IV. S. 132—141.

Brauer, A. 1893. Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII.

Castle, W. E. 1903. The heredity of sex. Bull. of Mus. of Comp. Zool., Harvard Coll. Vol. XL. Nr. 4.

—— 1909. A Mendelian view of sex heredity. Science, N. S., Vol. XXIX. p. 395. March 5. 1909.

Doncaster, L., 1907. Inheritance and sex in Abraxas grossulariata. Nature. Vol. LXXVI. p. 248.

—— 1908. On sex -inheritance in the moth Abraxas grossulariata and its var. lacticolor. 4th Rep. Evol. Comm., R. Soc. London. p. 53—57.

Doncaster, L., and G. H. Raynor. 1906. Breeding experiments with Lepidoptera. Proc. Zool. Soc. London, 1906. Vol. I. p. 125.

Durham, F. M., and D. C. E. Marryat. 1908. Note on the inheritance of sex in canaries. 4th Rep. Evol. Comm., R. Soc. London. p. 57—60.

Goodale, H. D. 1909. Sex and its relation to the barring factor in poultry. Science, N. S. Vol. XXIX. p. 1004. June 24, 1909.

Edwards, C. L. 1910. The sex-determining chromosomes in Ascaris. Science, N. S. Vol. XXXI. p. 514. Apr. 1, 1910.

Hagedoorn, A. L. 1909. Mendelian inheritance of sex. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXVIII. S. 1—34.

Henking, H. 1891. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Ztsch. f. wiss. Zool. Bd. LI. S. 685—736.

Hertwig, O. 1890. Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI. S. 1—138.

Marcus, H. 1906. Ei- und Samenreife bei Ascaris canis (Werner) (Asc. mystax). Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXVIII.

Mark, E. L. and U. Copeland. 1907. Maturation stages in the spermatogenesis of Vespa maculata. Proc. Am. Acad. Arts and Sci. Vol. XLIII.

McClung, C. E. 1902a. Notes on the accessory chromosome. Anat. Anz. Bd. XX. S. 220—226.

—— 1902b. The accessory chromosome — sex determinant? Biol. Bull. Vol. III.

—— 1905. The chromosome complex of orthopteran spermatocytes. Biol. Bull. Vol. IX.

Mendel, G. 1865. Versuch über Pflanzen-Hybriden. Verh. d. naturf. Vereins in Brünn. Bd. IV. Abh. S. 1.

Meves, Fr. 1907. Die Spermatozytenteilungen bei der Honigbiene. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXX.

Meves, Fr. und J. Duesberg. 1908. Die Spermatocytenteilung bei der Hornisse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXI.

Montgomery, Th. H. jr. 1905. The spermatogenesis of Syrbula and Lycosa, with general considerations upon chromosome reduction and the heterochromosomes. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1905.

— 1906a. The terminology of aberrant chromosomes and their behaviour in certain Hemiptera. Science. N. S. Vol. XXIII. Jan. 5, 1906.

Montgomery, Th. H. jr. 1906b. Chromosomes in the spermatogenesis of Hemiptera and Heteroptera. Trans. Am. Phil. Soc. N. S. Vol. XXI.

Morgan. T. H. 1908a. The production of two kinds of spermatozoa in Phylloxerans — functional "female producing" and rudimentary spermatozoa. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. Vol. V. 1908.

—— 1908b. Sex determination and parthenogenesis in Phylloxerans and Aphids. Science, N. S. Vol. XXVII. Febr. 5, 1908.

—— 1909. A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids. Journ. of Exper. Zool. Vol. VII. p. 239—352.

Morril, C. V. 1909. Preliminary note on the chromosomes in the oogenesis, fertilization and cleavage of certain Hemiptera. Science. N. S. Vol. XXX. p. 970. Dec. 31, 1909.

Spemann, H. 1895. Zur Entwicklung des Strongylus paradoxus. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. VIII. S. 301—317.

Stevens, N. M. 1905. Studies in Spermatogenesis with especial reference to the "accessory chromosome". Carnegie Inst. of Wash., pub. Nr. 36.

—— 1909. An unpaired chromosome in the Aphids. Jour. Exper. Zool. Vol. VI.

Sutton, W. S. 1902. On the morphology of the chromosome group in Brachystola magna. Biol. Bull. Vol. IV. p. 24—39.

—— 1903. The chromosomes in heredity. Biol. Bull. Vol. IV. p. 231—251.

Tannreuther, G. W. 1907. History of the germ cells and early embryology of certain Aphids. Zool. Jahrb. Anat. Abt., Bd. XXIV.

Tretjakoff, D. 1905. Die Spermatogenese bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXV. S. 383—438.

Wilson, E. B. 1905a. Studies on Chromosomes. I. The behavior of the idiochromosomes in Hemiptera. Jour. Exper. Zool. Vol. II. p. 371—405.

—— 1905b. Ditto. II. The paired microchromosomes, idiochromosomes and heterotropic chromosomes in Hemiptera. Ibid. Vol. II. p. 507—545.

—— 1906. Ditto. III. The sexual differences of the chromosome groups in Hemiptera, with considerations on the determination and inheritance of sex. Ibid. Vol. III. p. 1—40.

—— 1909a. Ditto. IV. The "accessory" chromosome in Syromastes and Pyrrochoris with a comparative review of the types of sexual differences of the chromosome groups. Ibid. Vol. VI. p. 69—100.

—— 1909b. Ditto. V. The chromosomes of Metapodius. A contribution to the hypothesis of the genetic continuity of chromosomes. Ibid. Vol. VI. p. 147—206.

—— 1909c. Recent researches on the determination and inheritance of sex. Science, N. S. Vol. XXIX. p. 53. Jan. 8, 1909.

—— 1909d. Secondary chromosome-couplings and the sexual relations in Abraxas. Science, N. S. Vol. XXIX. p. 704. Apr. 30, 1909.

—— 1910a. Note on the chromosomes of Nezara. Science, N. S. Vol. XXXI. p. 788. May 20, 1910.

—— 1910b. The chromosomes in relation to the determination of sex. Science Progress. Nr. 16. p. 570—592. April, 1910.

Erklärung der Abbildungen.

Mit Ausnahme von Fig. 25a und b, die von einem beweglichen Objekt waren, wurden alle Abbildungen mit dem großen ABBEschen Zeichenapparat entworfen, stets unter Benutzung eines ZEISSschen 2 mm Apochromat-Objektivs, num. Ap. 1,4. Bei einer Tubuslänge von 160 mm wurde die Vergrößerung 785 mit Kompensationsocular 4, 1180 mit Ocular 6, 2600 mit Ocular 12, und 3700 mit Ocular 18 erzielt. Es soll darauf aufmerksam gemacht werden, daß bei diesen ungewöhnlich hohen Vergrößerungen gewisse Dimensionen, namentlich die Dicke von schlanken Chromosomen, unmöglich streng nach einer Skala wiedergegeben werden können, und daß selbst relative Größenverhältnisse nur bei vollständig gleich fixierten und gefärbten Zellen viel Bedeutung haben.

Tafel XVIII.

Fig. 1—28. *Heterakis vesicularis* ♂. Vergrößerung 2600. Fig. 2—4, 6—9, 11—21, 23 und 24 kommen alle von einer Schnittserie auf einem Objektträger, mit CARNOYS Alkohol-Essig-Chloroformgemisch fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt.

Fig. 1. Frühes Spermatogonium. Essigkarmin.

Fig. 2. Frühes Spermatogonium. Eisenhämatoxylin.

Fig. 3. Frühe Spermatogonienteilung.

Fig. 4. Prophase einer späten Spermatogonienteilung.

Fig. 5. Äquatorialplatte einer späten Spermatogonienteilung. Behandelt mit starkem FLEMMINGschem Gem. und Eisenhäm.

Fig. 6. Erstes Nucleolus-Stadium der Spermatocyte.

Fig. 7. Spiremstadium.

Fig. 8. Übergang zum zweiten Nucleolus-Stadium.

Fig. 9. Dasselbe etwas später.

Fig. 10. Zweites Nucleolusstadium bei Essigkarminfärbung.

Fig. 11. Sonderung der Anlagen der vier Tetraden, in der späteren Periode des zweiten Nucleolus-Stadiums.

Fig. 12—16. Ausbildung der Tetraden.

Fig. 17. Erste Spermatocytenspindel.

Fig. 18. Polaransicht einer ersten Spermatocytenspindel, mit den Chromosomen in optischem Durchschnitt. (Das Idiochromosoma das dünnste.)

Fig. 19 u. 20. Frühe Anaphasen der ersten Spermatocytenteilung, mit dem Idiochromosoma in der Mitte zögernd.

Fig. 21. Anaphase: das Idiochromosoma geht zu der einen Tochterplatte.

Fig. 22. Schwester-Spermatocyten zweiter Ordnung in Polaransicht der neuen Spindeln. (Starkes FLEMMINGsches Gem., Eisenhäm.)

Fig. 23. Zweite Spermatocytenspindel mit Idiochromosoma.

Fig. 24. Zweite Spermatocytenspindel ohne Idiochromosoma.

Fig. 25a. Vier junge Spermatiden als Traube in einem Zupfpräparat. (Sublimatessigs., BÖHMERS Häm., Nelkenöl.)

Fig. 25b. Die zwei Kerne, die in Fig. 25a von der Kante gesehen werden.

Fig. 26. Eine ähnliche Gruppe von Spermatidenkernen aus einem Essigkarminpräparat.

Fig. 27 u. 28. Spermien in optischem Durchschnitt aus dem Samenleiter des Männchens. (Starkes FLEMMINGsches Gem., Eisenhäm.)

Fig. 29—39. *Heterakis dispar* ♂. Vergr. 2600. Fig. 30—39 zeigen Zellen aus einer mit starkem Flemmingschem Gemisch fixierten und mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnittserie, die viel stärker differenziert wurde, als die abgebildeten Präparate von *H. vesicularis*.

Fig. 29. Spermatogonium in Teilung. (Boraxkarmin, Zupfpräparat in Nelkenöl.)

Fig. 30—32. Spermatocyten von gleichem Alter (spätes Nucleolusstadium) mit verschiedenen Ansichten des Idiochromosoma.

Fig. 33. Dasselbe, etwas älter.

Fig. 34. Erste Spermatocytenteilung; Idiochromosoma in der Mitte.

Fig. 35. Erste Spermatocytenteilung; Idiochromosoma geht zu einem Pol.

Fig. 36. Nach der ersten Spermatocytenteilung.

Fig. 37. Polaransicht der Spindeln von zwei Schwester-Spermatocyten zweiter Ordnung (mit und ohne Idiochromosoma).

Fig. 38. Ein junges Spermatidenpaar mit Idiochromosoma.

Fig. 39. Ein junges Spermatidenpaar ohne Idiochromosoma.

Tafel XIX.

Fig. 40—51. *Heterakis vesicularis* ♀. Vergr. von Fig. 44, 50, 51 ist 785, von den andern 2600.

Fig. 40 u. 41. Oogonien. (Starkes Flemmingsches Gem.. Eisenhäm.)

Fig. 42. Frühe Oogonienteilung. (Flemm.. Eisenhäm.)

Fig. 43. Späte Oogonienteilung. (Flemm.. Eisenhäm.)

Fig. 44. Befruchtetes Ei im Anfang der Tetradenbildung. (Essigkarmin.)

Fig. 45. Erste Richtungsspindel tangential am spitzen Ende des Eies. (Carnoys Gem., Boraxkarmin.)

Fig. 46. Anaphase der ersten Richtungsteilung. (Essigkarmin.)

Fig. 47. Erster Richtungskörper und Chromosomen der zweiten Richtungsspindel. (Essigkarmin.)

Fig. 48. Zweite Richtungsteilung. (Carnoys Gem., Boraxkarmin.)

Fig. 49. Chromosomen des reifen Eies (oben) und des zweiten Richtungskörpers (unten) in der Anaphase ihrer Teilung gesehen. (Carnoys Gem., Boraxkarmin.)

Fig. 50. Neugebildeter Eikern mit dem zweiten Richtungskörper an der Oberfläche des Eies. (Carnoys Gem., Boraxkarmin.)

Fig. 51. Die zwei Vorkerne mit dem zweiten Richtungskörper in der Mitte des Eies. (Carnoys Gem.. Boraxkarmin.)

Fig. 52—55. *Heterakis dispar* ♀. Eisenhämatoxylin. Vergr. 2600.

Fig. 52. Unfertige Äquatorialplatte eines Oogoniums. (Pikrin-Essigs.)

Fig. 53. Die Chromosomen in der ersten Richtungsspindel, nach ihrer Größe geordnet. (Die Idiochromosomentetrade links.) (Sublimat-Essigs.)

Fig. 54. Die zwei Tochterplatten der ersten Richtungsteilung, ehe die tangentiale Lage verlassen wird. (Sublimat-Essigs.)

Fig. 55. Die zwei Tochterplatten der zweiten Richtungsteilung, während diese Spindel noch paratangential liegt. (Pikrin-Essigs.)

Fig. 56—60. *Heterakis inflexa* ♂ und ♀. Essigkarmin. Vergr. 2600.

Fig. 56. Chromosomen in der Prophase der ersten Spermatocytenteilung — vier Tetraden und ein unpaares Chromosoma.

Fig. 57—59. Schritte der ungleichen Teilung der Spermatocyten erster Ordnung.

Fig. 60. Die fünf Tetraden der Oocyte I. Ordnung.

Fig. 61—69. *Strongylus tenuis* ♂. Essigkarmin (unverdünnt). Vergr. 2600.

Fig. 61. Prophase der ersten Spermatocytenteilung — fünf Tetraden und ein kleines unpaares Chromosoma.

Fig. 62 u. 63. Polaransichten der ersten Spermatocytenspindel.

Fig. 64. Anaphase einer ersten Spermatocytenteilung in Polaransicht.

Fig. 65. Anaphase einer ersten Spermatocytenteilung in Seitenansicht.

Fig. 66. Zweite Spermatocytenspindel in Seitenansicht.

Fig. 67. Ungleiche Teilung zweier Spermatocyten zweiter Ordnung.

Fig. 68. Ende dieser Teilung.

Fig. 69. Zwei junge Spermatiden.

Tafel XX.

Fig. 70—98. *Strongylus paradoxus* ♂. Fig. 74—79, 81—85, 89—91 und 98 stellen eine Serie dar, nach einem in Pikrin-Essigsäure fixierten und in Eisenhämatoxylin gefärbten Präparat. Die starken Centrosomen werden hier so wiedergegeben, wie sie aussehen, aber ihre Strahlungen, die in den Präparaten äußerst zart sind, sind etwas schematisch nachgebildet. Die Vergrößerung bei dieser Serie und bei den Hämalaunpräparaten ist 3700; bei den Essigkarminpräparaten (Fig. 73, 80, 86—88 und 92—97), dagegen 2600.

Fig. 70. Chromosomengruppen mit fünf und sechs Elementen, die in die erste Furchungsspindel eines befruchteten Eies eintreten. (Sublimat-Essigs., Hämalaun.)

Fig. 71. Äquatorialplatte von elf Chromosomen in der ersten Furchung eines befruchteten Eies. (Sublimat-Essigs., Hämalaun.)

Fig. 72. Chromosomen einer Endodermzelle eines Männchens im ungefähr achtzelligen Furchungsstadium. (Sublimat-Essigs., Hämalaun.)

Fig. 73. Äquatorialplatte eines frühen Spermatogoniums, aus einem ausgewachsenen Tier. (Essigkarmin.)

Fig. 74. Ruhende Spermatocyte.

Fig. 75. Spermatocyte beim ersten Erscheinen der Tetraden.

Fig. 76. Zwei Chromosomen aus diesem Stadium.

Fig. 77 u. 78. Ausbildung der kompakten Chromosomen.

Fig. 79. Spermatocyte erster Ordnung zur Zeit der Lösung der Kernmembran.

Fig. 80. Chromosomen desselben Stadiums, mit Essigkarmin gefärbt.

Fig. 81. Polaransicht der ersten Spermatocytenspindel, das Idiochromosoma in der Mitte.

Fig. 82. Seitenansicht desselben Stadiums; das Idiochromosoma in der Mitte.

Fig. 83. Ungleiche Teilung der ersten Spermatocyte; das Idiochromosoma in der oberen Tochterplatte.

Fig. 84. Schluß der ersten Spermatocytenteilung.

Fig. 85. Bildung der zweiten Spermatocytenspindeln. (Die untere Spindel entbehrt eines Idiochromosomas.)

Fig. 86. Schwesterspermatocyten zweiter Ordnung, in Polaransicht der neuen Spindeln. (Essigkarmin.)

Fig. 87 u. 88. Seitenansichten desselben Stadiums. (Essigkarmin.)

Fig. 89 u. 90. Gerade nach der Metaphase der zweiten Spermatocytenteilung; gleiche Teilungen der sechs bzw. fünf Chromosomen.

Fig. 91. Ende der zweiten Spermatocytenteilung.

Fig. 92—94. Tochterplatten dieses Stadiums, mit sechs Chromosomen. (Essigkarmin.)

Fig. 95—97. Tochterplatten dieses Stadiums, mit fünf Chromosomen. (Essigkarmin.)

Fig. 98. Fortgeschrittene Spermatide.

Fig. 99—106. *Strongylus paradoxus* ♀. Vergr. von Fig. 99, 1180, von den andern 3700.

Fig. 99. Vorkerne in einem zum Weibchen bestimmten Ei. (Verdünntes Essigkarmin.)

Fig. 100. Chromosomengruppen, die in die erste Furchungsspindel eines zum Weibchen bestimmten Eies eintreten. (Aus demselben Muttertier wie Fig. 70, 71, 72 und 101.) (Sublimat-Essigs., Hämalaun.)

Fig. 101. Chromosomen einer Entodermzelle eines Weibchens im ungefähr achtzelligen Furchungsstadium. (Sublimat-Essigs., Hämalaun.)

Fig. 102. Oogonium im Anfang einer Teilung. (Pikrin-Essigs., Eisenhäm.)

Fig. 103. Tetraden in der ersten Richtungsspindel. (Bichromat-Essigs., Eisenhäm.)

Fig. 104. Schluß der ersten Richtungsteilung. (Erster Richtungskörper im Ei eingeschlossen.) (Bichromat-Essigs., Eisenhäm.)

Fig. 105. Diaden in der zweiten Richtungsspindel. (Bichromat-Essigs., Eisenhäm.)

Fig. 106. Chromosomen des zweiten Richtungskörpers (links) und des reifen Eies (rechts), aus der Anaphase einer zweiten Richtungsteilung. (Der Klarheit wegen sind die zwei Tochtergruppen voneinander entfernt.) (Bichromat-Essigs., Eisenhäm.)




40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
66
67
68
69


70
71
72
73
74
75
76
77
78
79
80
81
82
83
84
85
86
87
88
89
90
91
92
93
94
95
96
97
98
99
100
101
102
103
104
105
106

Sulla fine struttura della fibra muscolare cardiaca.

Per il

Dottor Emerico Luna,
Aiuto e docente di Anatomia umana.

Istituto di Anatomia umana normale della R. Università di Palermo
Direttore Prof. R. Versari.

Con tavola XXI.

Numerosi osservatori hanno adoperato il metodo Golgi per la dimostrazione dell' apparato reticolare interno nei diversi tessuti, ma nessuno, per quanto io sappia, l'ha ancora adoperato per lo studio della fine istologia della fibra muscolare cardiaca. Allo scopo di colmare tale lacuna ho eseguito numerose ricerche i cui primi risultati brevemente esporrò nella presente nota, riservandomi di tornare in seguito sull' argomento.

Gli animali da me esaminati sono: cavia, coniglio, topo. Prelevato dall' animale appena sacrificato un piccolo segmento del ventricolo sinistro, l'ho sottoposto alle seguenti manipolazioni: fissazione per 6—8 ore in una soluzione costituita da parti eguali di Alcool a 95°, soluzione all' 1% di Acido arsenioso purissimo e Formalina al 20%: passaggio in una soluzione di Nitrato di argento all' 1%, trattenendovelo solo per alcuni minuti, e cioè fino a che il liquido diventava torbido. Altra immersione in una soluzione di Nitrato di argento all' 1% per la durata di 12—24 ore: successivo passaggio in liquido riduttore (formalina gr. 5, idrochinone gr. 2, solfito di soda gr. 0,50, acqua distillata gr. 100) previo rapido lavaggio in acqua distillata: indi altro lavaggio, e successivamente inclusione in paraffina. Quanto al trattamento ulteriore, mi sono alle volte servito del procedimento indicato dal Veratti, ma generalmente mi sono limitato a colorare le sezioni, sottoposte oppur no all' azione del viraggio, con una soluzione debolissima di carmallume.

In sostituzione del Nitrato di argento ho spesso adoperato il tachiolo Paternò, ed ho avuto ottimi risultati, come già hanno osservato Pusateri e Savagnone.

Esporrò brevemente i risultati ottenuti, incominciando dall' esame della fibra muscolare cardiaca vista in sezione longitudinale.

Com' è noto, i nuclei si trovano scaglionati lungo l'asse della fibra, a maggiore o minore distanza tra di loro, ed attorno a ciascuno di essi si trova del protoplasma granuloso, specialmente abbondante ai poli. È appunto nella massa protoplasmatica perinucleare che il metodo Golgi mette in evidenza delle formazioni speciali, la cui presenza, quando la reazione è ben riuscita, è costante. Si tratta, in sostanza, di granuli intensamente colorati in bruno, e di bastoncini o filamenti più o meno lunghi e tortuosi, od anche reticoli, anch' essi colorati in bruno.

I granuli sono di dimensioni variabili: in generale se ne hanno di piccole e medie dimensioni, ma tra gli uni e gli altri esistono gradi intermedî. La forma è rotondeggiante, ma specialmente nei granuli più grossi non è raro riscontrare forme allungate simili a bacilli. Qualunque sia la loro forma e dimensione, i granuli sono distribuiti irregolarmente nel protoplasma perinucleare, e spesso formano una linea ininterrotta tutto intorno alla periferia del nucleo, specialmente in vicinanza dei poli (fig. 4 e 6).

Molto variabile è la costituzione dei filamenti e dei reticoli argentofili. Uno sguardo alle figure, che riproducono fedelmente i preparati, dà una impressione più completa di qualunque descrizione. Da forme di filamenti molto semplici si arriva per gradi alle forme più complesse, e perfino alla formazione di veri e propri reticoli. Tutte queste formazioni si trovano più frequentemente nel protoplasma situato ai poli del nucleo; ed è questa la ragione per cui nelle sezioni che interessano trasversalmente la fibra a livello del nucleo, si riscontrano molto di rado filamenti e reticoli, mentre essi sono quasi costanti in quelle sezioni che interessano la fibra cardiaca a livello del protoplasma situato in prossimità dei poli nucleari.

I filamenti si presentano alle volte come esili bastoncini, alle volte invece come un vero e proprio reticolo costituito da tratti più sottili e da punti nodali più grossi. Il colore è sempre bruno mogano intenso, ma nei punti nodali il centro è più chiaro.

Esaminando i preparati con lenti apocromatiche e ad immersione omogenea, si vede chiaramente che mentre in alcuni casi i filamenti risultano formati da granuli situati l'uno dietro l'altro, come una corona da rosario, in altri casi invece rappresentano un vero e proprio filamento

presentante dei granuli lungo il suo percorso, ed in altri casi ancora rappresentano un filamento omogeneo, di calibro variabile, ma senza alcun accenno di struttura granulare.

Nelle fibre sezionate trasversalmente è facile riconoscere tanto i granuli che i filamenti argentofili, specialmente nelle sezioni che interessano il protoplasma del polo nucleare. Le figure 1, 3, 5 riproducono appunto le sezioni trasverse di fibre muscolari cardiache a livello del nucleo e del protoplasma del polo nucleare.

Qual' è il significato di queste formazioni?

Per quanto riguarda i granuli si può sospettare che essi siano precipitati di nitrato di argento, sebbene la costanza del reperto e la somiglianza con i granuli (condriosomi) descritti dal Regaud nella fibra muscolare cardiaca facciano, sino ad un certo punto, escludere tale possibilità. Per quel che riguarda i filamenti invece, il sospetto che si tratti di precipitati dovuti a sali di argento è assolutamente infondato, data la costanza e la complessità di struttura con la quale essi si presentano.

L'ipotesi più probabile è che alcune delle descritte formazioni rappresentino l'apparato reticolare interno rivelato col metodo Golgi in quasi tutte le cellule dell' organismo animale; e realmente alcune delle immagini da me ottenute sono la riproduzione esatta del comune apparato di Golgi (Fig. 1, 3, 5). Per alcune delle descritte formazioni invece, data la struttura granulare o addirittura la disposizione granulare a catena di rosario, si può pensare che esse rappresentino l'apparato mitocondriale, tanto più che oggi è assodato che per la dimostrazione di quest'ultimo non esistono metodi specifici.

Comunque, per la soluzione definitiva del problema si impongono nuove e più ampie ricerche le quali siano condotte, oltre che col metodo Golgi, anche con i metodi di tecnica indicati per la dimostrazione dell'apparato mitocondriale. Tali ricerche debbono aver di mira lo studio istologico ed istogenetico delle anzidette formazioni nella fibra muscolare cardiaca dei varî segmenti del cuore e nella serie dei vertebrati.

Spiegazione delle figure.

Fig. 1. Sezione trasversa di una fibra muscolare cardiaca a livello del protoplasma situato nel polo nucleare. Ventricolo sinistro di Cavia. Metodo Golgi all' acido arsenioso. Oc. 8 comp. Ob. $^1/_{12}$ imm. omogenea.

Fig. 2. Sezione longitudinale di una fibra muscolare cardiaca. Ventricolo sinistro di Cavia. Metodo Golgi all' acido arsenioso e colorazione con carmallume. Oc. 8 comp. Ob. $^1/_{12}$ imm. omogenea.

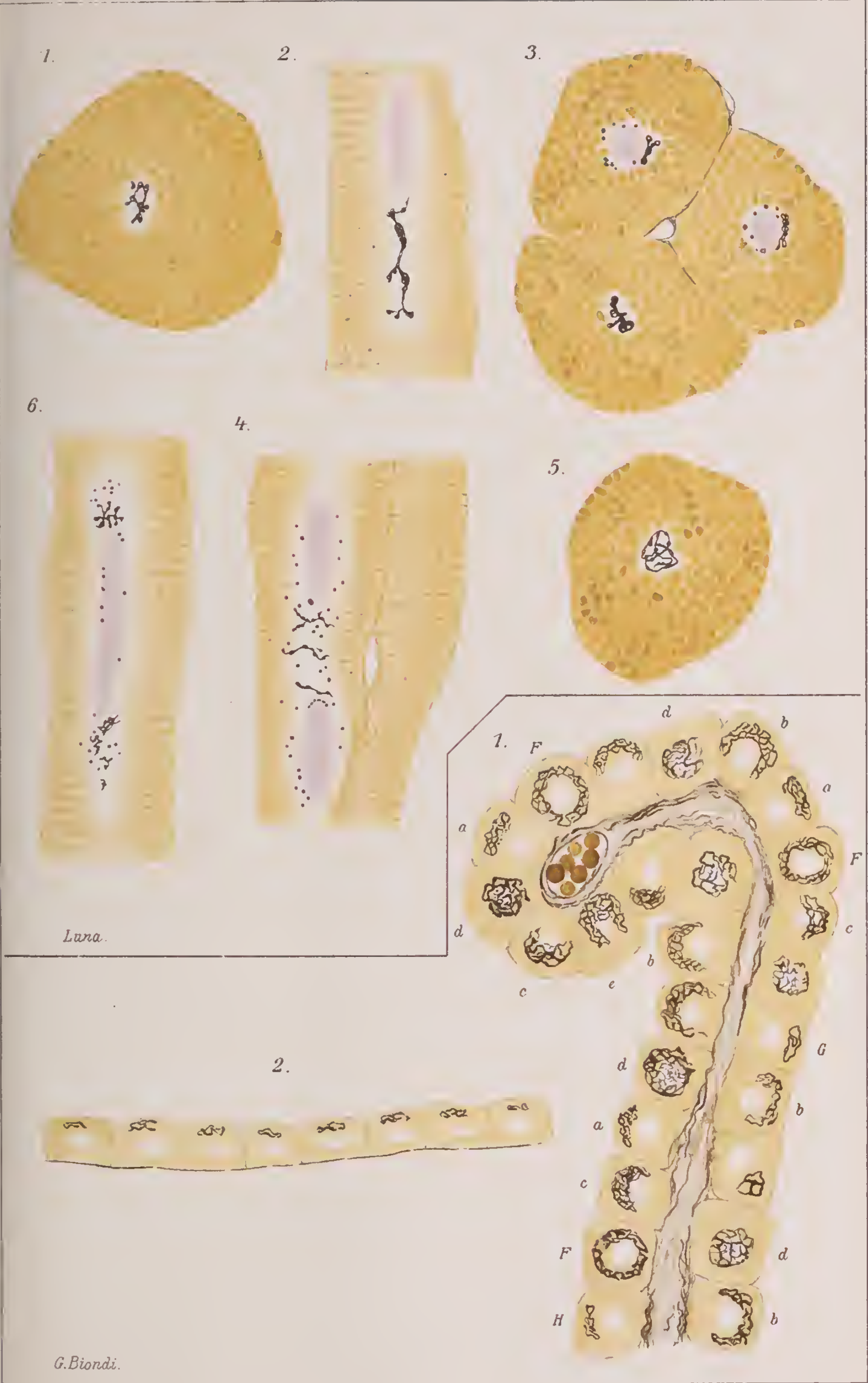
Fig. 3. Sezioni trasverse di tre fibre muscolari cardiache a livello del nucleo e del protoplasma del polo nucleare. Metodo Golgi all' acido arsenioso e color. con carmallume. Ventr. sinistro di Cavia. Oc. 8 comp. Ob. $^1/_{12}$ imm. omogenea.

Fig. 4: come fig. 2.

Fig. 5: come fig. 1.

Fig. 6: come fig. 2 e 4.





Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

Sulla fine struttura dell' epitelio dei plessi coroidei.

Per il

Dr. Giosuè Biondi,
assistente.

(Istituto anatomico della R. Università di Palermo, diretto dal prof. R. Versari.)

Con tavola XXI.

Gli studi recenti sulla fine struttura delle cellule di rivestimento dei plessi coroidei, condotti nell' uomo e negli animali, specialmente per opera di Findlay, Petit et Girard, Imamura Shinkichi, Loeper, Schläpfer, Galeotti, Francini, E. Engel, Yoshimura, hanno messo in rilievo dei fenomeni di secrezione, dei quali con l'aiuto dei perfezionati metodi della tecnica moderna è stato possibile descrivere i dettagli citologici più minuti.

Una importanza non trascurabile conviene oggi attribuire all' attività fisiologica di questi elementi cellulari rispetto alla composizione chimica del liquido cerebro-rachidiano, che bagna gli elementi nervosi centrali. Ulteriori ricerche ci informeranno in quale guisa ed in quale misura i prodotti di secrezione di tali cellule spieghino la loro azione sulle funzioni o sul metabolismo dei centri nervosi; intanto ritengo non del tutto inutile fare conoscere una particolarità di struttura di queste cellule, non ancora descritta e che mi è riuscito recentemente di mettere in esse in evidenza.

Le immagini strutturali da me osservate sono da ascriversi nella stessa categoria di altre, notate in cellule appartenenti ad un numero assai esteso di tessuti ed organi dell' economia animale e per la prima volta descritte da Golgi col nome di apparecchio reticolare interno nelle cellule di Purkinje del cervelletto di *Strix flammea.* Golgi comunicò i

risultati delle sue osservazioni alla Società Medico-Chirurgica di Pavia nel 1898 ed i suoi reperti furono ottenuti, applicando la reazione nera con speciali modalità poco diverse dalle ordinarie.

Detta reazione si dimostrava nelle mani del suo illustre scopritore non meno adatta a svelare l'intima struttura della cellula nervosa di quello che non fosse idonea a riconoscerne la morfologia esterna ed il comportamento dei prolungamenti da essa emananti.

Alle ricerche di Golgi fecero seguito quelle di Veratti che dimostrò una analoga struttura nelle cellule del simpatico. Spetta a Pensa il merito di essere stato il primo ad osservare la presenza di un apparecchio reticolare interno, avente gli stessi carratteri di quello riscontrato da Golgi. in altri elementi cellulari che non fossero i nervosi cioè nelle cellule della sostanza midollare delle ghiandole soprarenali. Successivamente la stessa osservazione fecero Negri nelle cellule del pancreas, della parotide, della tiroide, nell' epitelio dell' epididimo e nelle cellule dei follicoli ovarici, lo stesso Pensa nelle cellule cartilaginee, Gemelli nella parte ghiandolare dell' ipofisi, Marenghi nelle cellule più superficiali dell' epidermide di *Ammocoetes branchialis.*

Veratti inoltre nelle fibre muscolari striate descrisse molto accuratamente un reticolo già stato notato da Cajal e da Fusari, costituito da tenui filamenti anastomizzati; fece però qualche riserva sull' ipotesi che tale reticolo fosse della stessa natura di quello descritto da Golgi nelle cellule nervose.

Non mi dilungo maggiormente nel riferire i dettagli delle osservazioni fatte dai singoli autori, giacchè essi, insieme alla storia minuta dell' argomento, si trovano estesamente riferiti da Golgi stesso (Arch. it. biol. t. LI. 1909).

Mi limito a notare che l'incostanza dei risultati della primitiva tecnica proposta da Golgi era tale da impedire che le osservazioni sull' apparecchio reticolare interno si moltiplicassero, come l'importanza dell' argomento l'avrebbe richiesto. Recentemente però il Golgi stesso insegnò un metodo di facile applicazione e di esito relativamente sicuro per la dimostrazione di tale speciale apparato. L'introduzione di questo metodo diede nuovo impulso allo studio di esso, quantunque fino ad oggi il significato ne sia molto oscuro.

A questo riguardo conviene notare che mentre il Golgi si è sempre tenuto e si tiene tuttavia in riserbo sulla probabile interpretazione da dare all'apparecchio reticolare interno da lui scoperto, altri autori, a dir vero, senza un solido fondamento, ne hanno voluto vedere l'identità con altre formazioni strutturali, osservate con tecniche diverse.

Così per Holmgren, Cajal ed altri l'apparecchio reticolare interno sarebbe da identificarsi coi trofospongi o canalicoli dei succhi endocellulari, per Goldschmidt, Meves, Heidenhain viceversa con l'apparecchio cromidiale o coi mitocondri, speciali formazioni rappresentate da un sistema di filamenti o di granuli disposti in serie e descritte da Goldschmidt nelle cellule epiteliali dell' *Ascaris lumbricoides* e *megalocefala*, da Benda e Meves nelle cellule seminali di alcuni animali inferiori. Goldschmidt sostiene inoltre l'identità dell' apparecchio cromidiale, da lui descritto, coi mitocondri.

Per quel che riguarda i trofospongi esistono fra questi ed il reticolo di Golgi tali differenze morfologiche e strutturali, sulle quali hanno recentemente insistito, oltre Golgi e la sua scuola, anche Besta ed altri, che l'affermazione della loro identità non resiste ad una critica severa.

Nè, d'altra parte, l'identificazione dell'apparecchio reticolare interno coi cromidii o coi mitocondri si presenta con sufficienti criterii di probabilità. Anzi è riuscito a Perroncito di mettere in evidenza in una stessa cellula seminale di *Paludina vivipara* e l'apparecchio reticolare interno e delle granulazioni disposte in serie, corrispondenti ai mitocondri osservati nell'identico materiale da Meves.

Circa i cosidetti centroformi descritti da Ballowitz nelle cellule di rivestimento della membrana di Descemet ed i »Centralkapseln« visti da Heidenhain nelle cellule seminali del *Proteus anguineus* Golgi non mette in dubbio la grande analogia esistente fra queste strutture e l'apparecchio reticolare interno, quantunque non divida l'opinione di Ballowitz nel sostenerne l'identificazione con la centrosfera.

Riguardo alla possibile identità dell'apparecchio reticolare interno coi granuli di Nissl (relativamente alle cellule nervose) Marcora, Collin e Lucien la escludono del tutto. Legendre senza affermarla in modo assoluto, insiste su parecchie analogie di comportamento esistenti fra l'una particolarità di struttura e l'altra.

Forme strutturali che con sicurezza si possano dire corrispondenti all'apparecchio reticolare interno, sebbene rivelate da altri metodi sono quelle descritte da Kopsch e da Cajal, il primo facendo uso di una tecnica assai semplice, consistente nell' immergere i pezzi per parecchi giorni in una solutione osmica al 2%, il secondo col suo metodo all'argento ridotto, modificato in diverse maniere.

Kopsch ottenne resultati positivi quasi esclusivamente nei gangli spinali; Cajal oltre che nelle cellule nervose descrisse nelle cellule dell'epitelio intestinale ed in altre cellule l'apparecchio reticolare interno, da lui denominato. in omaggio alla dottrina che sostiene, apparecchio canali-

colare di Golgi-Holmgren. L'ultimo dei suoi metodi per la dimostrazione dell' apparato reticolare interno (fissazione in formalina ed acetone a parti uguali, successivo trattamento dei pezzi con alcool ammoniacale, impregnazione con nitrato d' argento e riduzione con acido pirogallico) dà, a mio giudizio, dei risultati che, se vogliamo, in determinati elementi cellulari (cellule di Purkinje del cervelletto) sono più costanti di quelli che si ottengano col metodo proposto recentemente da Golgi, ma che restano ad essi alquanto al di sotto quanto a finezza. Del resto il metodo di Golgi è stato, si può dire, usato, quasi esclusivamente, dai ricercatori in questi ultimi anni.

Recentemente è riuscito al Besta di potere mettere in evidenza l'apparecchio reticolare interno delle cellule nervose con un processo di colorazione analogo a quello usato per le neurofibrille cioè basato sull'azione di un colore di anilina in sezioni di pezzi, opportunamente fissati e mordenzati.

Con l'applicazione del nuovo metodo di Golgi, Brugnatelli osservò l'apparecchio reticolare nelle cellule dei tubuli renali ed in alcune del glomerulo, Stropeni nelle cellule epatiche, Fusari nelle cellule dell' epididimo, Vecchi nelle cellule deciduali, Bizzozzero e Botteselle nelle cellule delle ghiandole sebacee e sudoripare, Golgi nell' epitelio stomacale ed intestinale, Perroncito nelle cellule seminali della *Paludina vivipara*, Maccabruni nei megacariociti, Riquier nelle cellule luteiniche dell'ovaio, Verson nei linfociti normali, Sinigaglia negli eritrociti di rana. Luna riscontro nelle fibra muscolare cardiaca una formazione che egli interpreta come apparato reticolare interno. Analoga struttura nel campo patologico è stata riscontrata fin dal 1901 da Moriani nelle cellule dei carcinomi primitivi della mammella, da Verson nelle cellule giganti tubercolari, in quelle di un gozzo parenchimatoso ecc., da Veratti nelle cellule di alcuni tumori (adenocarcinomi e cancro riproducibile del topo), da Savagnone nel carcinoma della mammella e nel sarcoma giganto-cellulare ed infine da Lucioni nelle cellule del nevo molle.

Altri osservatori hanno studiato le trasformazioni a cui tale apparecchio reticolare va incontro in cellule normali sotto l'azione di stimoli morbosi. Così Marcora ne studiò le modificazioni nelle cellule nervose del nucleo dell' ipoglosso in seguito a strappo del nervo, Sangiorgi nelle cellule del rene sotto l'influenza di agenti morbosi sperimentali di diversa natura.

Venendo ora a riferire i risultati di quanto ho osservato nelle cellule di rivestimento dei plessi coroidei del III° e del IV° ventricolo della cavia adulta e di qualche embrione di pollo, stimo opportuno premettere che

Cajal aveva notato, applicando il suo metodo, nelle cellule ependimali di giovani mammiferi «un sistema tubulare d'una grande semplicità, formato da uno, due o tutt' al più tre lacune estremamente piccole fra esse comunicanti e situate fra il nucleo e la cavità ependimale».

Però Cajal non parla affatto delle cellule di rivestimento dei plessi coroidei. D'altra parte la particolarità di struttura, da me messa in evidenza, con una tecnica differente da quella adoperata da Cajal, senza voler negare che abbia lo stesso significato, si presenta, come appresso dirò, con un aspetto alquanto diverso e ben più complessa di quella descritta dall' istologo spagnuolo.

Il materiale che mi ha dato risultati migliori e più costanti è rappresentato dai plessi coroidei della cavia ed è a questo materiale che mi riferisco prevalentemente nella breve descrizione che segue.

Ho applicato il metodo di Golgi secondo le modalità da lui prescritte (solo facendo a meno del viraggio e della colorazione nucleare successiva) e nell' allestimento dei preparati ho ricorso prevalentemente all' inclusione e successivo taglio dei pezzi al microtomo in sezioni di 7—10 μ, pur non trascurando di fare preparati per dissociazione.

Quando si esaminano detti preparati nei punti nei quali la reazione è ben riuscita, anche ad un debole ingrandimento si osserva come nel citoplasma delle cellule epiteliali dei plessi coroidei sia contenuta una massa argentofila, la quale, usando ingrandimenti maggiori appare nettamente costituita talora da un unico filamento, più spesso da un insieme di filamenti, variamente disposti, i quali, anastomizzandosi ampiamente fra di loro formano un reticolo o maglie piuttosto strette. La situazione e la forma di esso, come appare dalle unite figure, sono assai varie.

Infatti mentre talora esso si limita ad occupare la zona periferica del citoplasma, cioè quella che guarda la cavità ventricolare (fig. 1 *a*), altre volte i filamenti costituenti il reticolo si spingono in basso ai lati del nucleo, in maniera, che nel loro insieme acquistano un aspetto a ferro di cavallo (fig. 1 *b*). In questo caso può il nucleo in parte venire nascosto da alcuni filamenti del reticolo (fig. 1 *c*), il quale, anzi, occupa talora la parte centrale del citoplasma e si dispone tutt' attorno al nucleo, circondandolo completamente (fig. 1 *d*). Qualche volta si trova il reticolo disposto in prevalenza nella porzione basale della cellula, mentre alcuni filamenti si spingono ai lati del nucleo, che viene ad essere contenuto come in una coppa (fig. 1 *e*).

Nei preparati ottenuto da materiale incluso e sezionato non è infrequente notare come i filamenti del reticolo si dispongano a guisa di

corona attorno al nucleo (fig. 1 *f*). Però in simili casi conviene pensare che una piccola zona di citoplasma sia stata asportata dal rasoio e che quindi alcuni filamenti del reticolo non siano più visibili.

La complessità del reticolo subisce oscillazioni considerevoli, specialmente quando si esaminino punti molto distanti di uno stesso preparato o preparati diversi (fig. 1 e 2). Infatti mentre talora ci si presenta assai complesso sia per il numero dei filamenti che lo costituiscono, sia per il loro intreccio e per le loro anastomosi (fig. 1 *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*) tal' altra sembra costituito da un solo filamento, le cui estremità di siano fuse fra di loro e che ora presenta poche ondulazioni (fig. 1 *g*), ora è più tortuoso (fig. 1 *h*).

Altre volte la reazione mette in evidenza un reticolo ridotto alla sua più semplice espressione cioè formato da uno o più filamenti assai corti che occupano una piccola estensione del citoplasma (fig. 2) e tale disposizione si riscontra in un certo numero di cellule consecutive. In tali casi esso si avvicina a quello descritto da Cajal nelle cellule ependimali.

Voglio insistere specialmente sul fatto che nei miei preparati, tutte le volte che la reazione era riuscita, non mi è mai occorso di notare che i filamenti di detto reticolo prendessero rapporti con la periferia del corpo cellulare; anzi ne erano sempre separati da un sottile orlo di citoplasma. Per tale fatto corrispondente a quello notato in altre cellule da diversi autori, si dimostra sempre più insostenibile l' ipotesi che tali filamenti corrispondano a dei canalicoli del corpo cellulare, comunicanti con l'esterno.

Per le grandi analogie di forma e di struttura, ritengo fuor di dubbio, come ho detto dianzi, che la speciale formazione da me messa in evidenza corrisponda all' apparecchio reticolare interno di Golgi.

Ritengo prudente non esprimere per ora alcun giudizio sulla questione, invero molto delicata ed importante, se, cioè, le diverse modalità ed i diversi aspetti con cui il reticolo si presenta in queste cellule siano da ascriversi a varietà morfologiche o siano piuttosto da considerarsi quale espressione di diverse fasi funzionali dell' elemento cellulare.

Palermo, Ottobre 1910.

Indice bibliografico.

BALLOWITZ. Über das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI. 1900.

—— Eine Bemerkung zu dem von GOLGI und seinen Schülern beschriebenen »Apparato reticolare interno« der Ganglien- und Drüsenzellen. Anat. Anz. Bd. XVIII. 1900.

BENDA. Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Verh. Phys. Ges. Berlin. Jahrg. 1889—1900.

—— Die Mitochondriafärbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanz. Verh. d. Anat. Gesellsch. Bonn.

—— Die Mitochondria. Ergeb. d. Anat. u. Entwiekl. Bd. XII. 1902.

BESTA. Sull' apparato reticolare interno (apparato di GOLGI) della cellula nervosa. Anat. Anz. Bd. XXXVI. 1910.

BIZZOZZERO e BOTTESELLE. Sull' apparato reticolare interno nelle cellule delle ghiandole sudoripare e sebacee. Archivio per le scienze mediche. 1909.

BRUGNATELLI. Di una fine particolarità di struttura degli epiteli dei tubuli renali. Boll. Soc. Med. Chir. di Pavia. 1908.

CAJAL. Un sencillo método de coloración del retículo protoplásmico y sus efectos en los diversos centros nerviosos de vertebrados y invertebrados. Trabajos del Lab. de invest. biol. T. II. 1903.

—— El aparato tuboliforme del epitelio intestinal de los mamíferos. Trabajos del Lab. de invest. biol. T. III. 1904.

—— L'appareil réticulaire de GOLGI-HOLMGREN coloré par le nitrate d'argent. Trav. du Lab. de rech. biol. T. V. 1907.

—— Les conduits de GOLGI-HOLMGREN du protoplasma nerveux et le réseau péricellulaire de la membrane. Trav. du Lab. de rech. biol. T. VI. 1908.

—— Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés. Paris 1909.

COLLINE et LUCIEN. Observations sur le réseau interne de GOLGI dans les cellules nerveuses des mammifères. Comptes rendus assosiation des Anatomistes. 1909.

ENGEL. Über die Secretionserscheinungen in den Zellen der Plexus corioidei des Menschen. Arch. f. Zellforsch. Bd. II. 1908.

FINDLAY. The choroid plexus of the lateral ventricles of the brain; their histology normal and pathological. Journ. of Neurol. 1897.

FRANCINI. Sulla struttura e la funzione dei plessi coroidei. Lo sperimentale. 1907.

FUSARI. Processo verbale della seduta 19 giugno 1908 della R. Accademia di medicina di Torino. Anno LXXI. p. 7—8.

GALEOTTI. Studio morfologico e citologico della volta del diencefalo in alcuni vertebrati. Riv. di patol. nerv. e ment. 1897.

GEMELLI. Ricerche sperimentali sulla struttura della ghiandola pituitaria dei mammiferi. Boll. Soc. Med. di Pavia. 1900.

GOLDSCHMIDT. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XXI.

GOLDSCHMIDT e POPOFF. Die Kariokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen und Metazoen. Arch. f. Protistenkunde. Bd. VIII.

GOLGI. Opera omnia. Milano, Hoepli. 1903.

Golgi. Di un metodo per la facile e pronta dimostrazione dell' apparato reticolare interno delle cellule nervose. Boll. Soc. Med. di Pavia. 1908.

—— Sur une fine particularité de structure de l'epithelium de la muqueuse gastrique et intestinal de quelques vertébrés. Arch. it. de biol. T. LI. 1909.

Heidenhain. Über die Centralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von Proteus. Anat. Anz. Bd. XVIII. 1900.

Holmgren. Kurze vorläufige Mitteilung über die Spinalganglien der Selachier und Teleostier. Anat. Anz. Bd. XV.

—— Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen von Lophius piscatorius. Anat. Hefte. Bd. XII. Hft. 38.

—— Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen des Kaninchens und des Frosches. Anat. Anz. Bd. XVI.

—— Weitere Mitteilungen über den Bau der Nervenzellen. Anat. Anz. Bd. XVI.

—— Noch weitere Mitteilungen über den Bau der Nervenzellen verschiedener Tiere. Anat. Anz. Bd. XVII.

—— Weitere Mitteilungen über die Saftkanälchen der Nervenzellen. Anat. Anz. Bd. XVIII.

—— Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. Anat. Hefte. Bd. XV. Hft. 17.

—— Beiträge zur Morphologie der Zelle: 1. Nervenzellen. Anat. Hefte. Bd. XVIII. Hft. 59.

—— 2. Verschiedene Zellarten. Anat. Hefte. Bd. XXV. Hft. 75.

—— Einige Worte über das »Trophospongium« verschiedener Zellarten. Anat. Anz. Bd. XX.

—— Über die »Trophospongien« der Darmepithelzellen, nebst einer Bemerkung in betreff einer von Prof. Browicz neulich publizierten Abhandlung der Leberzellen. Anat. Anz. Bd. XXI.

—— Weiteres über das »Trophospongium« der Nervenzellen und der Drüsenzellen des Salamander-Pancreas. Arch. f. mikr. Anat. Bd. L.

—— Über die »Trophospongien« der quergestreiften Muskelfasern usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXI.

Imamura Shinkichi. Beiträge zur Histologie des Plexus chorioideus des Menschen. Arb. aus d. neurol. Inst. zu Wien. 1902.

Kopsch. Die Darstellung des Binnennetzes in spinalen Ganglienzellen und anderen Körperzellen mittels Osmiumsäure. Sitzungsber. d. K. pr. Akad. d. Wiss. Halbband II. 1902.

Legendre. Recherches sur le réseau interne de Golgi des cellules nerveuses des ganglions spinaux. Anat. Anz. Bd. XXXVI. 1910.

Loeper. Sur quelques points d'histologie normale et pathologique des plexus choroïdes de l'homme. Compt. rend. de la Soc. de Biol. Paris. T. LVI. 1904 e Arch. de médecine expérim. et anat. pathologique. Année XVI. 1904.

Lucioni. Contributo allo studio dei nevi molli. Arch. per le Sc. mediche. Vol. XXXIII. 1909.

Luna. Sulla fina struttura della fibra muscolare cardiaca. Arch. f. Zellforsch. 1911.

Maccabruni. Sulla fine struttura dei megacariociti. Boll. Soc. Med. Chir. Pavia. 1909.

Marcora. Sui rapporti tra apparato reticolare interno e corpi di Nissl negli elementi nervosi. Boll. Soc. Med. Chir. Pavia. 1909 e Anat. Anz. 1909.

MARCORA. Sulle alterazioni dell' apparato reticolore interno delle cellule nervose motrici consecutive a lesioni dei nervi. Riv. di patol. nerv. e ment. Vol. XV. 1910 e Arch. it. de biologie. T. LIII. 1910.

MARENGHI. Alcune particolarità di struttura e di innervazione della cute dell' Ammocoetes branchialis. Mem. R. Ist. lomb. 1903.

MARINESCO. La cellule nerveuse. Paris 1909.

MEVES. Über von LA VALLETTE ST. GEORGE entdeckte Nebenkerne (Mitochondrienkörper der Samenzellen). Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI.

—— Die Spermatocitenteilungen bei der Honigbiene nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXX.

—— Über Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anz. Bd. XXXI.

—— Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXII.

MEVES e DUESBERG. Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXI.

MORIANI. Di un apparato reticolare entro alcune cellule cancerigne. Atti Ass. dei fisiocr. Siena 1901.

NEGRI. Di una fine particolarità di struttura della cellule di alcune ghiandole dei mammiferi. Boll. Soc. Med. Chir. Pavia. 1899.

PENSA. Sopra una fine particolarità di struttura di alcune cellule delle capsule soprarenali. Boll. Soc. Med. Chir. Pavia. 1899.

—— Osservazioni sulla struttura delle cellule cartilaginee. Boll. Soc. Med. Chir. di Pavia.

PERRONCITO. Contributo allo studio della biologia cellulare. Mitocondri, cromidii e apparato reticolare interno nelle cellule spermatiche. Atti della R. Accademia dei Lincei. 1910.

PETIT et GIRARD. Processus sécrétoire dans les cellules de revêtement des plexus chorioides des ventricules latéraux consécutives à l'administration de la muscarine et de l'éther. Compt. rend. de la Soc. de Biol. Paris. T. LIII. 1901.

RIQUIER. Der innere Netzapparat in den Zellen des Corpus luteum. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXV. 1910.

SANGIORGI. Sull' apparato reticolare interno di GOLGI nell' epitelio renale in condizioni patologiche sperimentali, Pathologica, anno II.

SAVAGNONE. Sur le réseau interne de GOLGI dans les cellules des tumeurs. Arch. it. de biol. T. LIII. 1910.

SCHLÄPFER. Über den Bau und die Funktion des Plexus chorioideus. ZIEGLERS Beitr. z. allg. Path. u. path. Anat. Supplementband 1905. Festband f. ARNOLD.

SINIGAGLIA. Observations sur la structure des globules rouges. Arch. it. de biol. T. LIII. 1910.

STROPENI. Sopra una fine particolarità di struttura delle cellule epatiche. Boll. Soc. Med. Chir. Pavia. 1908.

YOSHIMURA. Das histochemische Verhalten des menschlichen Plexus chorioideus. Arb. aus d. Wien. neurol. Inst. Bd. XVIII. Hft. 1.

VECCHI. Die una fine particolarità di struttura della cellula deciduale. Com. fatta alla Soc. Med. Chir. di Pavia. 1908.

VERATTI. Über die feinere Struktur der Ganglienzellen des Sympathicus. Anat. Anz. Bd. XV.

VERATTI. Sulla fine struttura della fibra muscolare striata. Milano, Hoepli. 1902.
—— Sulla fine struttura delle cellule di alcuni tumori. Boll. Soc. Med. Chir. Pavia. 1909.
VERSON. Contributo allo studio delle cellule giganti tubercolari e di altri elementi normali e patologici. Arch. Scienze mediche. Vol. XXXII.

Spiegazione delle figure.

Fig. 1. Porzione di un villo coroideo del 4. ventricolo di cavia Koristka. Obb. $^1/_{12}$ imm. om. Oc. 5.

Fig. 2. Epitelio dei plessi coroidei del 4. ventricolo della cavia. Ingrandimento come sopra.

Recherches cytologiques sur les phénomènes sécrétoires dans les glandes filières des larves des Lépidoptères.

Par

Stanisław Maziarski

(Cracovie).

Avec planches XXII—XXIII.

«Les cellules épithéliales, formant la paroi des glandes séricigènes, élaborent une substance visqueuse complexe qui, dans certaines conditions, peut s'accumuler sous une forme visible dans leur cytoplasme et dans leur noyau. Le noyau prend donc part aussi à la production de cette substance.» C'est ainsi que s'exprime Gilson (2) dans son mémoire sur le fonctionnement des cellules des glandes séricigènes chez les larves des Lépidoptères. Les affirmations de cet auteur s'appuient sur les images que présentent le protoplasme et le noyau des cellules séricigènes dans certains états de leur fonction sécrétrice.

L'examen attentif du mémoire cité plus haut ne donne pas cependant de preuves suffisantes pour pouvoir accepter le rôle actif du noyau dans les processus sécrétoires qui ont lieu dans le protoplasme cellulaire. De l'examen des figures qui accompagnent ce travail nous ne pouvons conclure tout à fait sûrement quel est le rôle du noyau dans les processus sécrétoires, quelle substance nucléaire prend part à l'élaboration du produit de sécrétion, comment se passent les phénomènes sécrétoires dans le protoplasme et dans le noyau. Le travail mentionné plus haut ainsi que le second (3) sur les mêmes glandes des Trichoptères ne nous renseigne pas sur ces phénomènes complexes de la fonction sécrétrice.

C'est pourqui nous nous sommes décidés de traiter encore une fois cette question parce que nous avons pu disposer d'une grande quantité de chenilles récoltées pour les autres raisons et parce qu'aussi un examen même superficiel de préparations des glandes séricigènes nous a convaincu que le noyau joue vraiment un rôle actif dans les processus sécrétoires et fournit le matériel nécessaire à la formation des grains de sécrétion dans le cytoplasme.

Des recherches plus approfondies sur ces phénomènes sécrétoires nous ont donné des résultats tout à fait sûrs, qui forment une nouvelle contribution à la question si souvent discutée dans ces derniers temps de la fonction nucléaire; c'est pourquoi nous voulons présenter les résultats de nos recherches dans un exposé plus étendu. Il faut avouer tout d'abord que nos recherches confirment celles de Gilson (l. c.). Mais nous avons pu démontrer, grâce à la technique cytologique si développée dans ces dernières années, les processus sécrétoires dans les noyaux des cellules séricigènes de façon plus précise que ne l'a fait Gilson, dont les travaux étaient exécutés en 1891 et 1894.

Comme matériel de recherche nous nous sommes servis de chenilles des Lépidoptères surtout de ces espèces qui se distinguent par le grand développement de leurs glandes séricigènes. Nous avons examiné les espèces qui vivent en grand nombre dans nos environs, à savoir: *Pieris brassicae* L., *Pieris rapae*, *Pieris napi*, *Vanessa urticae*, *Lymantria dispar*, *Acronycta aceris*, *Ypomeneuta malinella* et *Phalera bucephala*. Les chenilles se trouvaient aux diverses périodes de la vie.

Les glandes filières de ces animaux représentent deux longs canaux courbés en fer à cheval, situés de côté du tube digestif et flottant librement dans le liquide coelomique. La fixation des glandes avait lieu d'abord en place après section de la peau de la larve, puis nous les avons soulevées avec précaution et mises dans une quantité plus grande de liquide fixateur où les pièces sont restées encore pendant un certain temps. Comme fixateurs nous avons fait usage des divers liquides, dont on se sert dans les recherches cytologiques. Les meilleurs résultats quant à la fixation des éléments cellulaires, ont été obtenus avec les suivants: les liquides de Mann, de Bouin, de Carnoy, de Flemming et le sublimé acétique. Il faut avouer qu'il est assez difficile d'obtenir une fixation réellement bonne des glandes séricigènes; très souvent le protoplasme et le noyau montrent des rétrécissements qui sont causés très probablement par la difficulté de pénétration des liquides fixateurs dans les cellules glandulaires, car le canal entier est entouré par une membrane dure, peu perméable. D'ailleurs la fixation est la meilleure avec les liquides qui contiennent de l'acide picrique et qui pénètrent plus vite par la membrane cellulaire. Les pièces fixées, et lavées ensuite ou non dans l'eau courante — cela dépend du mode de fixation — étaient mises dans les alcools de concentration progressive et incluses de la façon connue par l'intermédiaire du xylol dans la paraffine.

Les coupes, d'une épaisseur de 4 à 6 μ, collées sur les lames avec l'eau distillée, étaient ensuite colorées de façon très variable. Les colo-

rants dont nous nous sommes servis et qui nous ont donné les meilleurs résultats quant à la différenciation des substances nucléaires et protoplasmiques, étaient les suivants: les diverses solutions d'hématoxyline (hématoxyline alunée de Böhmer, hémalun, hémateïne, hématoxyline acide d'Ehrlich) avec une coloration secondaire par l'éosine, l'érythrosine ou la fuchsine et l'acide picrique (méthode de Gieson), l'hématoxyline à l'alun de fer d'après Heidenhain avec une double coloration par le vert-lumière, le rubin S et le bordeaux; le mélange de bleu d'eau et d'éosine, la solution triacide d'Ehrlich-Biondi, la safranine seule ou suivie de vert-lumière, enfin la triple coloration d'après Flemming (safranine, violet de gentiane et orange).

Toutes ces méthodes de coloration nous ont donné les mêmes résultats quant à la coloration des substances nucléaires et protoplasmiques; — les colorants basiques coloraient toujours la chromatine nucléaire, les colorants acides la substance nucléolaire et le cytoplasme. Seules ont fait exception à cette règle l'hématoxyline ferrique et la safranine, qui colorent beaucoup plus fortement la substance nucléolaire que la chromatine nucléaire. On ne peut pas chercher l'interprétation de cette particularité dans la constitution spéciale de la chromatine et de la substance nucléolaire dans les noyaux des cellules de ce type de glandes. C'est ce que prouvent en effet les autres méthodes de coloration qui permettent de différencier toujours les substances nucléaires de façon très précise et qui démontrent que ces substances se comportent envers les colorants usités de la même façon que dans les noyaux de n'importe quel élément cellulaire. Il faut plutôt supposer que la coloration forte des nucléoles et analogue à celle de la chromatine dépend de la propriété de ces colorants qui agissent comme des colorants adjectifs; c'est seulement par la différenciation consécutive, c'est-à-dire par la décoloration (dans l'alun de fer après l'hématoxyline d'Heidenhain et dans l'alcool acidulé après la safranine) qu'on obtient des colorations propres et caractéristiques. C'est parce que les nucléoles ont un volume beaucoup plus considérable que les grains de la substance chromatique, qu'ils retiennent plus fortement le colorant, tandis que les grains beaucoup plus petits de la chromatine se décolorent plus facilement. La justesse de cette interprétation ressort des observations que nous avons faites, en colorant les coupes des glandes séricigènes dans n'importe quelle solution d'hématoxyline. Une coloration prolongée même dans une solution diluée du colorant détermine une coloration forte de la chromatine et des masses nucléolaires en violet et la coloration secondaire avec un colorant acide ne change plus la teinte première; au contraire une coloration courte

dans le même colorant, faite avec précaution, colore électivement la substance chromatique seule, tandis que les nucléoles prennent secondairement très facilement les colorants acides. C'est en s'appuyant sur les images de préparations non convenablement colorées que Korschelt (5, 6) a commis la faute de décrire des masses nucléolaires comme de la chromatine et les grains chromatiques comme des formations du suc nucléaire. La coloration des préparations faite avec précaution donne toujours des images électives, bien différenciées, qui permettent de distinguer très facilement les substances nucléaires l'une de l'autre.

Avant de nous occuper de nos recherches personnelles sur le fonctionnement des glandes filières des larves des Lépidoptères et sur les phénomènes qui ont lieu dans le protoplasme et le noyau cellulaires pendant la fonction, nous croyons nécessaire de présenter brièvement les recherches antérieures sur les glandes en question et puis l'état actuel de nos connaissances sur la fonction du noyau dans les éléments glandulaires.

Les études publiées sur la fonction des glandes filières ne sont pas très nombreuses; nous n'avons pu trouver dans la bibliographie que quelques mémoires qui s'occupent de cette question. Trois mémoires proviennent de Gilson qui a examiné la structure et le fonctionnement des glandes filières chez les larves des Lépidoptères (2) et des Trichoptères (3) et chez un annélide *Owenia fusiformis* (4), le quatrième est fait par Marshall et Vorhies (7), ces auteurs se sont occupés de glandes filières chez les Phryganes.

C'est seulement dans son premier mémoire (2) exécuté sur les Lépidoptères que Gilson accepte le rôle actif du noyau dans les processus sécrétoires, s'appuyant surtout sur la présence dans le noyau d'enclaves formées de la même substance qui constitue le produit contenu dans la lumière du canal sécréteur. Quant aux glandes filières des Trichoptères il croit que la structure de ces glandes ainsi que leur fonction sont très semblables à celles des Lépidoptères, mais il ne se prononce pas tout à fait catégoriquement sur la fonction du noyau dans les éléments de ces animaux. De même nous ne trouvons aucun renseignement sur la participation du noyau dans les glandes filières de l'*Owenia*.

Marshall et Vorhies (7) ont examiné les glandes filières des larves d'un Phrygane *Platyphylax designatus* Walker et recherché surtout la structure histologique et la fonction sécrétrice des éléments glandulaires. Ils décrivent longuement la structure anatomique et histologique des glandes, les cellules qui les tapissent et leurs noyaux, qui ressemblent beaucoup aux noyaux des cellules séricigènes des Lépidoptères et diffèrent

seulement par une moindre quantité de chromatine nucléaire, qui s'y trouve disséminée. Un examen soigneux des glandes pendant leur fonction n'a donné aux auteurs aucune raison d'admettre un rôle quelconque du noyau dans les processus sécrétoires. Les résultats de leurs recherches sont présentés dans leurs «conclusions» de la façon suivante: «No plasmosome or other special structure is formed in the nucleus during secretion. As a result of activity the «nucleoles» becom very irregular in shape». Les recherches qui ont précédé les nôtres ne sont donc pas très nombreuses et ne nous donnent aucun renseignement sur la participation du noyau dans la production de la soie.

La question de la participation du noyau à tous les actes de la vie cellulaire en général et dans les processus sécrétoires des éléments glandulaires spécialement est assez amplement exposé dans notre travail précédent[1]. C'est pourquoi nous ne voulons ici que reproduire très brièvement les faits les plus importants et les plus intéressants, que nous avons pu utiliser dans nos recherches sur les glandes filières.

Depuis R. Heidenhain, qui a le premier appelé l'attention sur les changements subis par le noyau pendant la fonction sécrétrice des éléments glandulaires, de nombreux auteurs se sont occupés de ces études et ont constaté des faits suivants. Le noyau prend part à l'élaboration du produit de sécrétion par l'élimination dans le cytoplasme:

1° des nucléoles, où ces corps connus sous le nom de plasmosomes, parasomes, pyrénosomes, corps paranucléaires, corps nucléoïdes etc. subissent certaines modifications et fournissent le matériel pour la production des grains de sécrétion (Gaule, Nussbaum, Ogata, Platner, Nikolaides et Melissinos, Ver Eecke, Laguesse, Vigier, Vom Rath, Galeotti, Engel, Hammar, Henry, Ferrata et d'autres);

2° de la chromatine nucléaire qui subit dans le cytoplasme certains changements et se transforme directement dans le produit de sécrétion lui-même ou donne le matériel pour la sécrétion protoplasmique (Regaud, Regaud et Policard, Holmgren, Carlier, Launoy, Maziarski);

3° le noyau est lui-même le siège de certains processus sécrétoires qui se passent dans son intérieur et

[1] Un exposé plus complet de ces questions avec les données bibliographiques se trouve dans notre mémoire, intitulé: «Sur les changements morphologiques de la structure nucléaire etc.» dans l'Archiv für Zellforschung. Bd. IV. 1910. S. 481—490.

qui ont pour but de former aux dépens des substances nucléaires une sorte de prosécrét qui est ensuite expulsé dans le cytoplasme (M[me] Phisalix-Picot, Vigier).

De ce court résumé on peut tirer la conclusion que le noyau participe réellement aux divers processus sécrétoires et que le mode de cette participation peut être très variable. Dans les lignes qui vont suivre nous essayerons de décrire comment se passe-t-elle la fonction sécrétrice du noyau dans les cellules des glandes filières.

La structure histologique et cytologique des glandes filières.

Nous voulons faire précéder la description des faits que nous avons constatés dans les cellules séricigènes et qui témoignent de la participation du noyau dans les processus sécrétoires par un court résumé sur la structure histologique et cytologique des glandes, en nous appuyant surtout sur les recherches d'autres auteurs, car nous nous sommes occupés principalement de phénomènes sécrétoires qui y ont lieu.

Ces glandes se présentent comme des tubes de calibre variable selon l'animal examiné, car leur développement chez les diverses espèces de chenilles est très différent. Dans le tube courbé en fer à cheval on distingue deux parties de structure bien différente: une partie sécrétante et l'autre qui sert de conduit au produit sécrété. La partie sécrétante est la plus curieuse à étudier. Elle se compose de grandes cellules polyëdriques aplaties, en forme de gouttière qui, très souvent en nombre de deux seulement, délimitent la paroi du canal sécréteur. Leur forme et leurs dimensions se reconnaissent le mieux sur les coupes tangentielles longitudinales ou sur les glandes fixées et colorées in toto. Vu de l'extérieur, le canal est entouré par une mince membrane; elle montre çà et là des épaississements qui sont reliés aux trachées qui pénètrent entre les cellules et même à l'intérieur d'elles. En outre chaque cellule doit posséder une membrane propre bien développée, que Korschelt a décrite.

Les cellules sont recouvertes à l'intérieur aussi par une membrane, dont la structure est bien intéressante. On la voit le mieux sur les coupes tangentielles. C'est une mince membrane, composée d'un grand nombre de filaments; ceux-ci courent en lignes spirales autour de la lumière du canal et sont reliés par de minces fibrilles transversales qui unissent les filaments spirals. Le trajet de ces deux sortes de fibrilles donne à la membrane l'aspect d'un réseau à mailles assez régulières. Gilson (l. c.) voit dans cette membrane réticulée un appareil spécial à travers lequel

la substance visqueuse sécrétée dans les cellules, passe du protoplasme dans la lumière du canal. Sur nos préparations nous avons constaté la présence de ces filaments, surtout de ceux qui ont un trajet spiral. Ils prennent très avidement p. e. l'hématoxyline ferrique. Ils ont l'air de fibrilles rigides à direction sinueuse, situées dans le protoplasme de la partie la plus superficielle de la cellule, tout près de la lumière. Ces formations ressemblent beaucoup à des «tonomitomes», à des filaments différenciés dans le protoplasme cellulaire comme organes de soutien, tels que nous les avons vus et décrits dans les cellules trouées des néphridies du Ver de terre (8). Nous ne pouvons dire s'ils jouent un rôle quelconque dans le passage des substances élaborées dans les cellules séricigènes, car nous ne nous sommes pas occupés de plus près de cette question.

La structure du protoplasme des cellules qui tapissent la partie sécrétante des glandes change très souvent d'aspect. Tantôt il est granuleux, tantôt il contient un nombre assez considérable de courts bâtonnets fortement colorables, qui sont rangés parallèlement dans le cytoplasme suivant le petit axe de la cellule et sont réunis les uns aux autres par de minces et courtes fibrilles protoplasmiques. La substance qui constitue ces bâtonnets est réfringente et se colore ordinairement avec les colorants acides. Gilson (l. c.) croit que les bâtonnets en question sont en relation avec les processus fonctionnels qui ont lieu dans le protoplasme, car il les a observés surtout dans les éléments actifs. D'après les opinions de cet auteur les bâtonnets doivent présenter la substance visqueuse, même la matière séricigène accumulée dans le protoplasme. Il croit même que ces corps sont plutôt de petits tubes remplis de cette substance.

Nous avons constaté aussi la présence de ces bâtonnets dans nos préparations. Il faut cependant avouer que leur développement était variable chez les diverses espèces d'animaux examinés; chez les uns ils étaient bien visibles, chez les autres le protoplasme ne les montrait pas, quoique la fonction sécrétrice dans les glandes de ces animaux fût très active. Plus souvent encore dans ces conditions le protoplasme est évidemment granuleux et se compose d'un grand nombre de grains de calibre variable.

La partie de la cellule qui est dirigée vers la lumière du canal glandulaire contient très souvent des vacuoles plus ou moins nombreuses, tantôt vides tantôt remplies d'une substance qui prend les diverses formes et diverses colorations: fait, sur lequel nous reviendrons dans la partie de notre exposé qui suivra.

Les cellules séricigènes se caractérisent encore par leur noyau, dont la forme est des plus bizarres. Elle a été décrite et figurée par Gilson (l. c.), Korschelt (l. c.) et d'autres. Dans chaque cellule se trouve un seul noyau très richement ramifié; les ramifications de celui-ci se disposent dans un plan près de la base cellulaire, tandis que les prolongements libres terminaux parviennent très souvent presque jusqu'à la surface interne de la cellule, ce qu'on voit très bien sur les coupes transversales du canal glandulaire. Sur les coupes de la glande on observe de nombreux noyaux dans chaque cellule; mais la reconstruction des dessins persuade facilement que ce sont là seulement les coupes d'un seul noyau ramifié.

Quant à la structure du noyau elle est toujours manifestement granuleuse; on ne voit dans la cavité nucléaire rien d'autre que des grains de deux espèces. Les uns d'ordinaire très petits, de forme le plus souvent sphérique, représentent dans les noyaux des cellules séricigènes la substance chromatique; les autres beaucoup plus grands d'ordinaire, de forme tout à fait irrégulière, représentent la substance nucléolaire. Cette opinion s'appuie sur les diverses méthodes de coloration qui donnent uniformément toujours les mêmes résultats. C'est pourquoi nous nous rallions à l'opinion de Meves (10) qui est en contradiction avec l'interprétation que présente Korschelt (5, 6) d'après des recherches faites sur le même objet. Toutes les méthodes de coloration, dont nous nous sommes servis et dont l'effet est bien connu, nous ont donné les mêmes résultats sauf les deux colorants mentionnés plus haut, c'est-à-dire la safranine et l'hématoxyline ferrique; cependant les images obtenues avec ces deux colorants et comparées à celles produites au moyen d'autres colorants permettent de les identifier.

Alors l'hématoxyline alunée de Böhmer, l'hématoxyline acide d'Ehrlich et toutes les autres solutions d'hématoxyline colorent toujours les granulations fines du noyau en violet foncé, donc de façon caractéristique pour la chromatine nucléaire. Se comportent de même deux colorants dont nous avons fait très souvent usage, le bleu d'eau avec éosine et la solution triacide d'Ehrlich-Biondi; le premier colore les grains en question toujours en bleu foncé, l'autre en vert (coloration par le vert de méthyle). Une teinte des grains chromatiques aussi caractéristique s'observe dans les noyaux colorés d'après la méthode de Flemming (violet de gentiane, safranine, orange); ils ont toujours une forte coloration violette. — Toutes ces solutions colorantes donnent toujours des images bien nettes et colorent les grains chromatiques dans les noyaux des cellules séricigènes de façon caractéristique, comme ceux des éléments nucléaires d'un autre objet quelconque.

Quant à la safranine et l'hématoxyline ferrique, ces deux teintures colorent les grains chromatiques de façon aussi caractéristique; mais la coloration est moins forte, moins fixe et la décoloration secondaire à l'alun de fer ou dans l'alcool acidulé même peu prolongée cause une décoloration complète des grains chromatiques, tandis que les corps plus volumineux, les nucléoles, retiennent le colorant plus avidement (voir les figs. 3 et 7 de la planche XXII). Dans ces conditions les nucléoles se colorent de la façon caractéristique pour la chromatine nucléaire, tandis que les grains chromatiques prennent le colorant acide. En tout cas de cette manière de se comporter des grains chromatiques envers ces deux colorants on ne peut pas conclure que les petits grains qui se trouvent dans l'intérieur du noyau en nombre prépondérant, ne représentent pas des grains de chromatine nucléaire.

La forme des grains chromatiques est d'ordinaire sphérique ou ovalaire, leur grandeur varie un peu d'un noyau à l'autre, mais les différences ne sont pas très grandes. Quant à leur nombre, ils apparaissent dans le noyau en quantité très considérable; ils se pressent les uns contre les autres et laissent seulement des espaces libres, dans lesquels sont situés les nucléoles. Parmi les grains chromatiques on ne voit d'ordinaire aucune autre substance intermédiaire, cimentante; les grains chromatiques semblent former le seul constituant du noyau. Il n'y a aucun doute que les grains chromatiques représentent des corps formés de plastine nucléaire et imprégnés par de la chromatine nucléaire. On ne voit pas de filaments de linine (plastine) qui uniraient les grains ensemble. C'est seulement dans les noyaux, où le nombre des grains chromatiques est plus restreint, qu'on peut retrouver quelquefois un réseau peu apparent, formé de minces filaments dont la coloration est tantôt basophile, tantôt acidophile; ce qui dépend uniquement, comme nous avons exposé plus longuement dans notre mémoire précédent (9), de leur imprégnation par de la substance chromatique ou de l'absence de cette substance (voir fig. 27 de la planche XXIII).

Les corps de la deuxième espèce que nous rencontrons dans les noyaux des glandes filières sont très caractéristiques et représentent des formations de substance nucléolaire. Sur ce sujet nous soutenons la même opinion que Meves (l. c.) contre Korschelt (l. c.). Toutes les méthodes de coloration faites avec précaution démontrent bien décidément que les corps plus volumineux, de contours irréguliers, de dimensions variables, auxquels Korschelt (l. c.) a donné le nom de «macrosomes» ne peuvent être des masses de chromatine nucléaire, comme l'affirme cet auteur mais ne sont que les nucléoles. Nous nous appuyons sur les preuves

suivantes: 1° La coloration de ces corps, qui montrent toujours une affinité pour les colorants plasmatiques acides, et se colorent en rouge-vif par l'éosine, l'érythrosine, la fuchsine du mélange de Gieson, en rouge-pourpre par la fuchsine du mélange d'Ehrlich-Biondi, soit par les colorants qui dans les noyaux de n'importe quel objet teignent distractement les nucléoles (voir les figs. 1, 2 et 4 de la planche XXII). 2° La forme de ces corps très variable, tantôt sphérique, tantôt ovalaire, tantôt polyëdrique ou allongée. 3° Leur volume beaucoup plus considérable par rapport aux grains petits et réguliers de la chromatine. 4° L'absence de connexion de ces corps avec la charpente nucléaire; en cas d'apparition du réseau plastinien ils sont situés toujours dans les mailles de celui-ci. 5° La disparition complète de ces corps dans certains états fonctionnels de l'élément cellulaire, ce que nous démontrerons dans la suite de notre exposé.

Les dimensions des nucléoles sont très variables et changent dans le même noyau. Quant à leur nombre il est très considérable, le noyau en contient quelques centaines ou peut-être encore plus. Sur chaque coupe des ramifications du noyau nous en voyons une grande quantité et l'augmentation de leur volume fait seule diminuer leur nombre. Ils se trouvent dans chaque noyau; c'est seulement dans certains états fonctionnels, c'est-à-dire pendant la fonction sécrétrice du noyau que nous ne les rencontrons plus dans la cavité nucléaire.

Pour en finir avec la description de la structure du noyau nous voulons encore insister un moment sur la membrane nucléaire. La question de la membrane est toujours ouverte, et les opinions des divers auteurs ne sont pas concordantes. Car vraiment la membrane nucléaire apparaît dans certaines préparations avec une évidence très grande, dans les autres on ne la voit presque pas. Notre opinion là-dessus se trouve détaillée dans notre dernier travail (9), nous y renvoyons le lecteur.

Quant à la membrane des noyaux des cellules séricigènes le plus souvent nous n'avons aperçu qu'une barrière linéaire, une limite plus nette entre le protoplasme et le noyau, et nous ne pouvons pas dire, s'il existe réellement ou non une membrane nucléaire en vrai sens du mot. Très souvent même nous avons pu constater que le noyau avait l'air d'être ouvert d'un côté ou de l'autre, surtout de celui qui regarde vers la lumière du canal sécréteur. En tout cas, admettant même que le noyau possède une membrane, celle-ci doit être extrêmement mince et perméable, car comme nous le verrons plus loin, cette membrane est très souvent traversée par des corps figurés qui passent de l'intérieur du noyau dans le cytoplasme.

Description et interprétation des images observées.

Un coup d'œil jeté sur les figures 5 à 31 des planches XXII—XXIII qui accompagnent notre travail suffit pour convaincre que le noyau et le protoplasme des cellules séricigènes sont le siège de changements structuraux bien évidents qui ne peuvent dépendre que des divers états fonctionnels des éléments glandulaires. Ce sont précisement ces modifications morphologiques qui ont attiré notre attention quand nous avons examiné les glandes filières des diverses espèces de chenilles. Un examen même superficiel de toutes ces images démontre suffisamment que les changements structuraux les plus évidents atteignent le noyau cellulaire et en premier lieu la substance nucléolaire, tandis que la chromatine nucléaire, cette substance propre de chaque élément nucléaire, ne semble jouer aucun rôle dans les processus sécrétoires. Secondairement des modifications très évidentes ont lieu aussi dans le protoplasme cellulaire, surtout quand dans celui-ci apparaissent les vacuoles sécrétrices. Nous voyons aussi une relation plus étroite entre le noyau et les vacuoles sécrétrices; ces dernières semblent être liées intimement avec le noyau.

Pour prendre un aperçu total sur ces divers changements fonctionnels nous avons rangé sur les planches XXII—XXIII les figures qui les reproduisent de la façon qui nous a paru correspondre le mieux à la succession des divers stades de passage d'une image à l'autre.

Les figures 5 à 9 de la planche XXII représentent des coupes intéressant les ramifications du noyau cellulaire; elles ne diffèrent pas beaucoup des images des noyaux reproduits dans les figures 1 à 4. La structure générale reste la même; la cavité nucléaire est remplie complètement par des grains chromatiques colorés de façon caractéristique par les teintures basiques. Parmi les grains chromatiques nous voyons de nombreux nucléoles colorés très électivement avec les colorants acides; ce qui permet de les distinguer avec certitude des grains chromatiques. Les nucléoles sont situés librement dans l'intérieur du noyau, disséminés parmi les grains chromatiques, ou, comme nous le voyons p. e. sur la figure 9, ils peuvent occuper le centre de petites vacuoles intranucléaires, entourées de tous côtés par les grains chromatiques.

La particularité la plus intéressante, sur laquelle nous voulons appeler l'attention, est la présence de corps qui par la propriété de leur coloration semblent répondre aux nucléoles intranucléaires, mais sont situés dans le protoplasme cellulaire. Ces corps tantôt sont directement plongés dans le cytoplasme, tantôt occupent des vacuoles de volume variable; dans une vacuole on peut même trouver deux ou trois de ces corps.

L'examen plus attentif des figures 5 et 6 permet de tirer quelques conclusions sur la signification de ces corps et sur leur relation avec le noyau cellulaire.

Une image caractéristique qui nous renseigne sur cette question est donnée par la figure 5 de la planche XXII. Nous y voyons une coupe longitudinale passant par quelques ramifications nucléaires qui émettent encore des prolongements filiformes dont les extrémités libres parviennent presque jusqu'à la surface cellulaire. Chaque extrémité est encore garnie de fines arborisations de substance chromatique, sur lesquelles sont appliquées de petites vacuoles qui renferment des corpuscules sphériques ou ovalaires de volume variable, de coloration acide. Une partie même de la paroi vacuolaire est formée par ces minces arborisations de la substance chromatique. Au bout des trois ramifications nucléaires les plus épaisses nous voyons des corps beaucoup plus grands, qui sont presque complètement entourés par un mince liséré de grains chromatiques. Ces corps ne diffèrent des précédents que par leur volume plus grand et leur coloration plus forte. Dans le cytoplasme on rencontre aussi des corpuscules de même caractère placés dans les vacuoles.

Les figures 6 et 7 de la planche XXII offrent beaucoup de ressemblance avec la figure précédente. Nous y voyons de nombreux corps fortement colorés en rouge situés tantôt dans des vacuoles intraprotoplasmiques, tantôt librement dans le cytoplasme. Plusieurs de ces corps atteignent directement la surface nucléaire ou restent en relation plus intime avec les prolongements du noyau, dirigés vers la surface cellulaire. La comparaison de ces corps intraprotoplasmiques, quant à leur volume, leur forme et leur coloration, avec les nucléoles renfermés dans l'intérieur du noyau permet d'exprimer l'opinion, que les corps en question sont des nucléoles émigrés du noyau dans le cytoplasme. Ces corps ne diffèrent des nucléoles que par leur volume beaucoup plus grand, car leur coloration reste à peu près la même. L'augmentation du volume de ces nucléoles émigrés doit être attribuée à certains processus qu'ils subissent dans le cytoplasme.

L'hypothèse énoncée plus haut trouve des bases sûres dans les figures 8 et 9 de la planche XXII, qui démontrent suffisamment le phénomène d'émigration des nucléoles, leur issue du noyau dans le cytoplasme. Sur les figures en question nous voyons aussi une certaine orientation dans la répartition des nucléoles dans l'intérieur du noyau. Dans la figure 8 les nucléoles se rassemblent en plus grande quantité dans les parties plus effilées du noyau et comme nous le voyons, ils se dirigent vers les extrémités libres du noyau pour passer de ces endroits dans le

cytoplasme. Chaque extrémité est occupée par un grand corps de même forme et de même coloration que les nucléoles situés dans l'intérieur du noyau. Il n'y a alors aucun doute que sur cette figure nous ayons tracé sous les yeux le chemin par lequel les nucléoles émigrent du noyau dans le cytoplasme. Dans celui-ci nous voyons un nucléole situé déjà hors du noyau mais encore tout près de lui.

La figure 9 confirme encore plus notre supposition. Dans le noyau nous voyons en petit nombre des nucléoles inclus dans les vacuoles très nettes; plusieurs nucléoles se rapprochent de la surface nucléaire pour traverser la membrane et émigrer dans le cytoplasme, où nous en voyons deux. L'un d'eux fût saisi par la fixation en moment où il émigrait du noyau au travers de la membrane nucléaire très mince et à peine visible. Les nucléoles intranucléaires placés dans les vacuoles ne diffèrent en rien des corps fortement colorés avec les colorants acides situés dans les vacuoles intraprotoplasmiques (voir les figs. 5, 6, 7).

Une image qui démontre avec le plus d'évidence l'émigration des nucléoles du noyau dans le cytoplasme est celle de la figure 10 de la planche XXII. Nous y voyons une coupe transversale d'une ramification du noyau qui pousse un long prolongement filiforme dirigé vers la surface cellulaire. Ce prolongement, qui s'amincit à son extrémité et ne possède pas de limites précises, est formé de petits corpuscules sphériques ou allongés colorés en rouge foncé par l'éosine. Les corpuscules, plus volumineux à la base du prolongement, deviennent de plus en plus petits vers son extrémité et enfin disparaissent complètement dans le protoplasme ambiant, dans lequel le prolongement s'effile. Dans la partie du noyau qui avoisine immédiatement le prolongement nucléaire nous voyons de nombreux corps de même forme et de même coloration qui se sont rassemblés là pour passer ensuite dans le prolongement et par l'intermédiaire de celui-ci dans le cytoplasme. D'ailleurs nous voyons disséminés dans le corps nucléaire des corps tout à fait semblables, de même volume et de même coloration, qui ne représentent sans doute rien d'autre que des nucléoles.

La ressemblance de tous ces corps, disséminés dans le noyau et dans le prolongement nucléaire et même dans le cytoplasme tout près du noyau, permet de soutenir l'opinion énoncée plus haut que tous ces corps, qui montrent d'ailleurs les mêmes propriétés quant au volume, à la forme et à la coloration, sont constitués de substance nucléolaire; celle-ci sous la forme bien visible de corps figurés passe du noyau dans le cytoplasme.

Outre ce mode d'émigration de nucléoles entiers nous avons con-

staté un autre mode auquel nous pourrions donner le nom de véritable expulsion de la substance nucléolaire. Les changements subis par le noyau qui accompagnent ces processus sont représentés de façon bien évidente sur les figures 11 et 12 de la planche XXII. Les deux figures ne diffèrent que par leur coloration: l'une est faite d'après une préparation colorée à l'hématoxyline ferrique, l'autre avec le triacide d'Ehrlich-Biondi. Sur les préparations colorées d'après la dernière méthode les nucléoles se dessinent avec une netteté extraordinaire; on peut distinguer très facilement même les plus petites particules de la substance nucléolaire dans le noyau et dans le cytoplasme. La comparaison de cette figure avec l'autre, obtenue par teinture avec l'hématoxyline ferrique, persuade suffisamment que les corps colorés ici en noir ne peuvent être autre chose que de la substance nucléolaire.

Sur les figures en question nous voyons des ramifications du noyau cellulaire coupées en travers; elles semblent être contractées; c'est ce dont témoignent leur structure et leur coloration. La chromatine ne se présente pas ici, même à un fort grossissement, sous la forme bien connue de grains séparés, mais c'est plutôt une masse presque amorphe, qui se colore beaucoup plus fortement et de façon uniforme par les colorants basiques. Dans l'intérieur du noyau on rencontre des corps de volume variable, de configuration irrégulière, dont la coloration caractéristique et différente de celle de la chromatine nucléaire, prouve que ces corps représentent la substance nucléolaire. On voit que chaque ramification du noyau pousse encore de minces prolongements, des expansions pseudopodiques, qui pénètrent librement dans le cytoplasme. La forme de ces prolongements est très variable; ils ont la forme tantôt de cônes, tantôt de coupoles, de virgules, de fouets, d'arborisations libres etc. que démontrent bien nettement les figures. Toutes ces expansions nucléaires sont constituées de la même substance que les nucléoles situés dans l'intérieur du noyau; c'est ce qui ressort de leur coloration tout à fait idéntique et de leurs relations avec le corps nucléaire, car ces prolongements poussent comme des racines dans le noyau. Nous assistons ici à une véritable expulsion de la substance nucléolaire du noyau dans le cytoplasme, produite par la contraction de l'élément nucléaire. Nous voyons aussi que les masses nucléolaires qui sont expulsées, traversent des prolongements assez bien délimités du côté du cytoplasme, se dispersent ensuite dans ce dernier et se dissolvent de plus en plus complètement formant une sorte de nuage ou un semis de fines granulations de substance nucléolaire (voir surtout la fig. 11) visibles dans le cytoplasme grâce à leur coloration caractéristique.

Les figures en question démontrent aussi quel est le sort ultérieur des nucléoles expulsés du noyau. Tout près de la surface cellulaire se trouvent de nombreuses vacuoles, dont la plus grande partie contiennent des corps de même coloration que les prolongements nucléaires constitués de la substance nucléolaire. Les vacuoles en question semblent conserver les relations les plus étroites avec la masse des prolongements; on voit très souvent les vacuoles entourées par la masse nucléolaire.

D'autre part certaines images indiquent que l'élimination des nucléoles peut avoir lieu très lentement dans une vacuole de grand volume qui reste en connexion très étroite avec le corps nucléaire; très souvent les limites ne sont pas précises entre le noyau et la vacuole. C'est dans cette vacuole que les masses nucléolaires éliminées, dont la quantité varie, subissent des changements secondaires. Regardons de plus près les figures 13 et 14 de la planche XXII, qui montrent de façon manifeste les particularités décrites plus haut.

La figure 13 présente une ramification nucléaire en forme de cupule de gland de chêne; sur cette cupule, entourée presque complètement par un mince liséré de substance chromatique, est située une grande vacuole que délimite une paroi assez épaisse, à coloration acidophile. Dans la cavité vacuolaire on rencontre des formations très variables constituées d'une substance qui prend les colorants acides. Nous y voyons quelques gros corps sphériques situés tout près de la membrane nucléaire tandis que le milieu de la vacuole est rempli d'une masse grossièrement granuleuse. Dans l'intérieur du noyau on ne peut apercevoir aucun nucléole parmi les grains chromatiques colorés de façon caractéristique. Trois corps plus volumineux colorés en rouge se trouvent dans le cytoplasme tout contre la membrane de la vacuole.

Encore plus instructive est l'image de la ramification nucléaire représentée sur la figure 14; car ici la coloration avec le triacide d'Ehrlich-Biondi permet de distinguer très facilement les substances chromatique et nucléolaire. Contre la surface interne du noyau est appliquée une grande vacuole claire, bien délimitée du côté du protoplasme, à limite moins précise du côté du noyau; le cytoplasme, finement granuleux, contient encore trois vacuoles plus petites, dont deux atteignent directement la surface cellulaire. La grande vacuole est remplie de nombreux corps de volume variable, dont la coloration répond complètement à celle des nucléoles intranucléaires; nous en trouvons une dizaine, disséminés parmi les grains chromatiques, colorés en vert par le vert de méthyle de la solution triacide. Quelques uns de ces nucléoles sont situés à la limite du noyau et de la vacuole.

Cette image démontre sans aucun doute que les corps qui remplissent les vacuoles, grandes et petites, sont des homologues des nucléoles intranucléaires, qu'ils représentent en réalité des nucléoles émigrés du noyau, qui subissent dans les vacuoles des changements secondaires et tombent ensuite dans la lumière du canal sécréteur, où ils subissent des phénomènes ultimes de vacuolisation.

Dans les lignes qui précèdent nous avons présenté les phénomènes qui ont lieu pendant les processus sécrétoires dans les cellules séricigènes et qui atteignent en premier lieu la substance nucléolaire. Les nucléoles (pyrénosomes) émigrés du noyau dans le cytoplasme subissent des changements secondaires et donnent le matériel pour la sécrétion protoplasmique.

Un examen plus attentif de préparations surtout provenant d'animaux dont les glandes filières se trouvent dans un état de fonctionnement très actif, nous convainc que la substance nucléolaire peut subir des changements préparatoires et dévenir une sorte de prosécrét déjà dans l'intérieur du noyau cellulaire. Nous présentons les processus qui accompagnent ces phénomènes dans une série d'images reproduites sur les figures 15 à 21 de la planche XXII—XXIII.

La figure 15 représente une coupe passant par une ramification du noyau de structure granuleuse typique; elle contient, à côté de grains chromatiques très caractéristiques quant à leur forme et leur coloration, quelques corps sphériques de forme régulière, de volume variable, qui ont pris une coloration acide, mais avec une intensité variable. Les corps en question sont situés dans les régions les plus superficielles du noyau cellulaire sous la membrane nucléaire, très mince et délicate. Que représentent ces corps situés librement parmi les grains chromatiques? La réponse, il nous semble, n'est pas difficile. Ce sont sans doute les nucléoles, qui ont augmenté considérablement de volume, soit par la réunion de plusieurs nucléoles plus petits, soit par un gonflement secondaire. La dernière supposition semble être plus juste; car la coloration de ces corps est beaucoup plus faible que celle des nucléoles normaux.

Encore plus intéressante est la figure 16, qui représente le stade suivant du développement des phénomènes intranucléaires. Nous y voyons une reproduction d'une ramification nucléaire coupée en travers, creusée d'un espace de dimensions considérables. Cet espace est délimité de tous côtés par de la substance chromatique, dont l'épaisseur varie d'un endroit à l'autre; du côté qui est dirigé vers la surface cellulaire la paroi chromatique est la plus mince. Dans cet espace, sans doute intranucléaire, on recontre des corps de volume et de configuration variables, qui sont situés dans les mailles d'un réseau peu apparent. Ce

réseau est composé de fibrilles d'épaisseur variable qui s'entrecroisent et s'anastomosent dans divers sens et montrent des épaississements plus ou moins accentués sur leur parcours et surtout dans les points nodaux. Les fibrilles qui composent le réseau se distinguent encore par cette particularité, qu'elles se colorent de la même façon que la chromatine nucléaire, c'est-à-dire, avec les colorants basiques; sur la figure elles montrent p. e. une coloration légèrement violette, tandis que les points nodaux plus épais possèdent la même coloration mais beaucoup plus forte. La forme de ce réseau ainsi que la coloration des filaments qui le composent, permettent de supposer, — cette supposition nous paraît tout à fait justifiée, — que ces formations répondent aux formations de la plastine nucléaire (linine) imprégnées par de la substance chromatique, de quoi témoigne leur réaction basophile. Une autre supposition sur la nature de ces filaments n'est pas possible, car dans le noyau cellulaire on n'a découvert aucune autre substance figurée qui pourrait concorder avec la configuration de ces filaments. L'apparition de la plastine nucléaire dans cet espace intranucléaire est due à ce que les grains chromatiques ont disparu de cette partie du noyau. La forme et encore plus les dimensions si considérables des mailles du réseau ont été provoquées par des corps volumineux qui s'y trouvent placés.

Dans les mailles du réseau sont disséminés des corps sphériques ou ovalaires ou même irréguliers, formés d'une substance qui prend les colorants acides avec plus ou moins d'avidité. Les corps en question sont situés librement dans l'intérieur des mailles et ne montrent aucune relation avec les filaments qui forment le réseau. Dans le noyau même, dont la substance chromatique possède une structure manifestement granuleuse, sont creusées de petites vacuoles qui contiennent des corpuscules petits, sphériques, de coloration acide; ces corps ne peuvent représenter sans doute autre chose que des nucléoles.

La comparaison des nucléoles avec les corps qui se trouvent en grande quantité dans l'espace nucléaire et qui ne diffèrent des premiers que par leur volume, permet d'affirmer que ces corps volumineux sont des nucléoles agglomérés dans un espace intranucléaire, délimité de tous côtés par la chromatine, où ils ont subi de certains changements; leur volume et leur coloration sont des preuves de cet origine. Leur volume a augmenté, leur coloration présente divers dégrés d'intensité. Il faut donc admettre que dans l'espace intranucléaire a lieu un processus préparatoire qui se manifeste surtout par le gonflement considérable des masses nucléolaires.

Il est assez facile de reconstituer le mécanisme d'après lequel se

forme l'espace intranucléaire et apparaissent dans son intérieur les filaments plastiniens. Dans une partie du noyau cellulaire s'amassent en plus grande quantité les nucléoles, qui refoulent de plus en plus la substance chromatique jusqu'à ce qu'elle ne forme plus qu'une sorte d'écorce chromatique autour de la grande vacuole intranucléaire. La disparition des grains chromatiques découvre les travées de la plastine nucléaire, qui jusqu'ici étaient cachées sous de nombreux grains chromatiques. Le réseau, qui d'abord était sans doute assez serré, devient de plus en plus lâche à cause du gonflement des masses nucléolaires qui se placent dans les mailles du réseau. Les phénomènes qui accompagnent alors la formation de l'espace intranucléaire sont d'abord actifs, — déplacement des nucléoles des diverses régions du noyau dans une seule —, puis passifs, — extension des mailles du réseau; ils ont pour but de préparer en une fois une quantité considérable de nucléoles destinés au processus sécrétoire.

Les figures suivantes 17, 18, 19, 20 et 21, de la planche XXII et XXIII représentent des images qui nous renseignent sur les phénomènes prochains qui ont lieu dans le noyau cellulaire, quand le processus sécrétoire devient plus intense et que les masses nucléolaires passent dans le cytoplasme.

La figure 17 représente une coupe transversale d'une ramification du noyau, dans laquelle l'espace intranucléaire est beaucoup plus volumineux que précédemment et occupe presque entièrement le champ nucléaire. La substance chromatique se trouve seulement dans la partie basale en quantité plus grande, tandis que la paroi de l'espace est formée seulement d'une membrane chromatique de structure granuleuse dont l'épaisseur varie d'un endroit à l'autre. On a l'impression que le noyau est fortement distendu par le sac intranucléaire. La structure de l'espace intranucléaire et la nature de son contenu sont d'ailleurs les mêmes que dans la figure précédente. Nous y voyons un réseau formé de minces filaments anastomosés de diverse façon, qui montrent une coloration violette faible, basophile par conséquent. Dans ce réseau s'accentuent des points nodaux, qui très souvent sont occupés par des grains basophiles plus fortement colorés qui ressemblent beaucoup aux grains de la substance chromatique. Les mailles du réseau à peu près isodiamétriques renferment des corps volumineux de forme régulièrement sphérique qui montrent une coloration rouge faible, sauf quelques-uns dont la coloration est un peu plus forte. Ces corps correspondent complètement à ceux que nous avons décrits et figurés dans la figure précédente, c'est pourquoi la signification de ces corps ainsi que du réseau dans lequel ils sont

plongés, est sans doute la même. Le réseau est constitué de formations filamenteuses plastiniennes imprégnées par de la chromatine nucléaire, les corps sont des nucléoles fortement gonflés. Dans le noyau même nous n'apercevons plus de nucléoles; ils ont tous passé dans l'espace intranucléaire.

Le sort prochain de ces sacs nucléaires est illustré par les figures suivantes. La figure 18 de la planche XXIII montre surtout des changements nets de la forme du noyau, qui sur la coupe transversale ressemble à un fer à cheval. Le volume du noyau entier est fortement réduit et représente plutôt un large sac dont les parois sont constituées par de la substance chromatique de structure granuleuse. Le sac est béant du côté de la surface cellulaire, de telle façon que les substances nucléaires et protoplasmiques communiquent immédiatement les unes avec les autres. L'intérieur du sac, en ce moment partiellement intranucléaire, est rempli de corps de nature et de configuration diverses. Nous y voyons un réseau incomplet formé de minces filaments entrecroisés et anastomosés de diverse façon qui délimitent des mailles de forme et de dimensions variables. Les filaments prennent une coloration basique faible, les points nodaux seulement sont plus accentués grâce à l'accumulation de la même substance basophile et pour cela plus fortement colorés. Dans les mailles du réseau se rencontrent aussi, à côté des corps de volume considérable, de fines granulations. Les corps les plus volumineux prennent très avidement le colorant acide, se colorent en rouge foncé par l'éosine; les plus petits montrent une coloration plutôt basique et sont colorés en violet clair; les fines granulations ont la même coloration. Dans le protoplasme, près de la surface nucléaire, dont les granulations montrent une légère basophilie, nous voyons de nombreuses vacuoles claires; elles contiennent des corps assez grands de même coloration acide que les corps intranucléaires, seulement un peu plus faible.

Quelle est la nature de toutes ces formations intra- et extranucléaires? — De la nature de ces corps nous est attestée par la comparaison de la figure 18 avec les figures précédentes, sur lesquelles nous voyons les mêmes constituants dans l'espace intranucléaire encore complètement fermé. Le réseau composé de filaments basophiles est formé de filaments plastiniens imprégnés par de la chromatine nucléaire; les grains et les corps basophiles représentent très probablement les grains chromatiques qui ont subi de certains changements, c'est pourquoi ils se colorent moins fortement; enfin les corps volumineux acidophiles sont des nucléoles gonflés, qui par l'ouverture du sac nucléaire passent dans le cytoplasme, où nous les retrouvons dans les vacuoles intraprotoplas-

miques. Cette figure montre très bien le passage des masses nucléolaires plus ou moins transformées du noyau dans le cytoplasme.

Une coupe de la ramification nucléaire représentée sur la figure 19 montre certaines modifications de la structure du sac nucléaire. Tandis que sur les préparations reproduites sur les figures 16, 17 et 18 on a pu reconnaître très facilement dans l'intérieur du sac des formations figurées du noyau, ici nous ne les voyons plus. Le noyau possède sur la coupe une forme allongée et la substance chromatique de structure granuleuse entoure le sac jusqu'à son sommet d'un mince liséré. Dans le noyau se trouvent, auprès des grains chromatiques, quelques nucléoles, de volume considérable et à coloration acide, forte. Le sac s'ouvre directement dans le cytoplasme; il est rempli d'une masse finement granuleuse, dans laquelle sont creusées des vacuoles de dimensions variables. Les vacuoles contiennent des corps sphériques plus ou moins volumineux qui prennent le colorant acide avec une avidité plus ou moins grande. La comparaison de ces corps avec les nucléoles intranucléaires autorise à admettre l'identité complète de ces deux sortes de formations, d'autant plus que les nucléoles encore intranucléaires sont orientés de telle façon qu'on peut deviner très facilement qu'ils s'avancent dans la direction du sac.

Une poche beaucoup plus développée ayant une structure semblable aux précédentes, se trouve dans la figure 20 de la planche XXIII. Nous y voyons trois ramifications nucléaires réunies ensemble, qui servent de base à un grand sac appuyé sur des noyaux fortement réduits qui semblent former avec le sac un corps unique. On voit même que le sac est cloisonné en deux compartiments correspondant à des rameaux nucléaires différents. L'ouverture par laquelle les sacs communiquent avec le cytoplasme de la partie superficielle de la cellule est très large. Le contenu des sacs est composé d'un réseau moins évident que sur les figures précédentes, constitué aussi de filaments plastiniens imprégnés par de la chromatine; ces filaments s'entrecroisent et s'anastomosent de diverses façons, pour former des mailles irrégulières, qui sont occupées tantôt par des corps sphériques de volume considérable, de coloration acide, tantôt par de petits grains ou corpuscules à coloration basique. Dans certaines régions des sacs, les filaments basophiles ne forment plus de réseau mais courent librement sans s'anastomoser. Quant à la nature des corps figurés placés dans les mailles, elle est la même que dans les figures précédentes.

Sur la coupe transversale du canal sécréteur délimité par les cellules glandulaires, on se convainc que chaque branche du noyau, — et l'on en voit plusieurs sur la coupe d'une cellule, — supporte un sac plus ou

moins volumineux, qui communique directement avec le protoplasme cellulaire. La présence des sacs appuyés sur chaque noyau modifie la forme du corps nucléaire; le plus souvent celui-ci prend la figure d'un croissant. Nous voyons ensuite que les sacs appartenant à de certains noyaux sont séparés les uns des autres par les travées du protoplasme de structure tout à fait autre, granuleuse. De cette façon le protoplasme cellulaire est divisé en un certain nombre de territoires, auxquels nous voulons donner le nom de «territoires nucléaires»; nous comprenons sous ce terme le noyau et le sac qui restent dans les relations très intimes. Ces territoires nucléaires peuvent changer de forme et de volume; ils sont tantôt petits, tantôt plus grands; ce qui dépend seulement de l'extension des ramifications nucléaires qui servent de base à chaque territoire.

Les territoires nucléaires, au fur et à mesure de leur développement, montrent des modifications plus ou moins accentués de leur structure. Elles consistent surtout en ce que le réseau plastinien et l'imprégnation de celui-ci par de la chromatine nucléaire deviennent moins évidents, on ne rencontre plus que des parties de ce réseau ou plutôt des filaments plus ou moins longs, plus ou moins épais qui parcourent le territoire en divers sens. Assez souvent on observe aussi des masses irrégulières qui semblent être formées des filaments pelotonnés et montrent une coloration tantôt basique, tantôt acide.

Quel est le sort ultérieur des territoires nucléaires décrits plus haut, quand tout le prosécrét a été éliminé dans le cytoplasme et évacué ensuite dans le canal sécréteur? Nous pouvons donner une réponse tout à fait claire en nous appuyant sur les images que nous avons rencontrées dans les éléments glandulaires chez certains animaux. C'est une telle image que représente la figure 21 de la planche XXII.

Nous y voyons la coupe transversale d'une cellule avec de nombreuses ramifications nucléaires. La substance nucléaire propre — la chromatine — est fortement réduite; elle est limitée à la base des territoires nucléaires, bien séparés les uns des autres par des travées protoplasmiques, et entoure les parties latérales des sacs d'un mince liséré. Dans les sacs, qui sont ouverts largement et communiquent directement avec le protoplasme finement granuleux, nous ne voyons plus de corps nucléolaires, mais seulement un réseau à mailles assez régulières, de dimensions variables, constitué de minces filaments anastomosés, dont la coloration est tout à fait acidophile. La comparaison de cette image avec celles que représentent les figures 17, 18, autorise l'opinion, que le réseau est formé de filaments plastiniens qui n'étant plus imprégnés

par de la substance chromatique montrent évidemment la coloration acide. Ce sont des noyaux complètement épuisés qui ont perdu toute la substance nucléolaire pendant leur fonction sécrétrice.

Les changements du noyau allant jusqu'à ce dégré d'épuisement caractérisent les processus sécrétoires de la plus grande intensité, pendant lesquels le noyau des cellules séricigènes après avoir éliminé toute la substance nucléolaire finit son rôle dans la fonction sécrétrice et peut-être subit une dégénération secondaire. En effet nous avons assez souvent aperçu des signes de dégénération nucléaire, — naturellement partielle, car ce processus atteint seulement certaines ramifications du noyau, — sous la forme tantôt de pyknose, tantôt de caryolyse qui dans certains éléments nucléaires était bien visible.

Outre ces changements profonds que le noyau éprouve dans sa structure et surtout dans sa forme pendant sa fonction sécrétrice, nous avons rencontré aussi des images structurales prouvant qu'il existe des états fonctionnels des glandes filières qui ne provoquent que des modifications peu accentuées dans les noyaux et se manifestent plutôt par des modifications dans la structure du cytoplasme. Ces processus ont lieu quand la fonction des cellules glandulaires est moins intense. Les images observées pendant cet état fonctionnel sont aussi intéressantes, car elles témoignent que le fonctionnement du protoplasme est lié toujours à la fonction sécrétrice du noyau.

Dans ces conditions nous rencontrons dans les éléments cellulaires des branches nucléaires dont la structure typique n'a pas changé et sur lesquelles sont implantées des vacuoles plus ou moins grandes, plus ou moins nombreuses. Très souvent même une ou plusieurs vacuoles de dimensions variables occupent la partie superficielle du noyau, elles semblent alors compléter la forme du noyau et former avec celui-ci un corps unique. De telles images se trouvent dans les figures 22 à 29 de la planche XXIII. Nous y voyons des stades successifs de développement qui entraînent définitivement la formation de territoires nucléaires plus ou moins évidents sans provoquer des changements si profonds de la forme et de la configuration du noyau lui-même.

La figure 22 représente une coupe transversale d'une cellule avec quelques ramifications nucléaires. La partie superficielle du cytoplasme montre une structure vacuolaire, elle est parsemée de nombreuses vacuoles de volume variable qui semblent être remplies d'une masse amorphe légèrement colorée. Sur les noyaux reposent aussi quelques vacuoles qui tantôt atteignent seulement la surface nucléaire, tantôt semblent occuper la partie interne du noyau; on a l'impression que ces vacuoles

sont produites par le retrait de la substance chromatique vers la base du noyau.

La figure 23 de la planche XXIII montre un développement beaucoup plus grand de ces vacuoles juxtanucléaires. Ici sur chaque rameau nucléaire repose une vacuole volumineuse, qui communique vers la surface cellulaire avec quelques petites vacuoles. La forme que présentent les noyaux est vraiment très caractéristique. Le noyau avec la vacuole juxtaposée forme un corps unique, bien délimité du côté du protoplasme. Il représente un territoire nucléaire dans lequel on peut distinguer très facilement deux parties bien différentes: l'une basale est le noyau modifié dans sa forme, constitué de grains chromatiques colorés fortement en violet, parmi lesquels on rencontre des nucléoles assez nombreux, colorés en rouge vif; l'autre superficielle, c'est la vacuole vide ou remplie d'une masse presque amorphe à coloration acidophile. La limite entre ces deux parties est assez précise. Une telle relation étroite entre le noyau et les vacuoles sécrétrices parle en tout cas en faveur de rapports fonctionnels du noyau.

Les territoires nucléaires se présentent dans les figures 24, 25 et 26 de la planche XXIII avec une disposition variée. Nous y voyons des territoires bien délimités du côté du cytoplasme, composés d'un grand nombre de vacuoles sécrétrices. Toutes les vacuoles restent en relation avec la ramification du noyau qui leur sert de base.

Sur la figure 24 nous voyons de nombreuses vacuoles à contours rendus irréguliers par la pression réciproque, s'appliquer au noyau et se déplacer ensuite vers la surface cellulaire. Les dimensions des vacuoles sont assez variables, leurs cavités sont remplies ou non d'une substance amorphe à coloration légèrement acidophile.

La figure 25 montre des vacuoles peu nombreuses mais de volume plus grand qui s'unissent directement avec un rameau nucléaire. Dans l'intérieur de celui-ci on aperçoit une vacuole de forme allongée separée du protoplasme par une mince membrane chromatique; elle est remplie d'une substance presque amorphe à coloration acidophile. Les autres vacuoles s'unissent directement avec le corps nucléaire et gagnent la surface cellulaire. La limite entre le noyau et la vacuole voisine n'est pas précise; on voit de fines granulations chromatiques entrer dans l'intérieur de la vacuole. Dans le noyau même on ne voit plus de nucléoles parmi les grains chromatiques. Les grandes vacuoles contiennent des masses amorphes colorées en rouge qui remplissent presque complètement leur cavité. Les vacuoles les plus superficielles communiquent directement avec la lumière du canal sécréteur.

La figure 26 fait voir un territoire bien développé. Elle reproduit seulement un segment de la cellule séricigène, divisée tout entière en territoires nucléaires bien distincts par des travées de protoplasme finement granuleux. Sur chaque ramification nucléaire existe une longue colonne de vacuoles qui n'appartiennent qu'à cette partie du noyau. Le territoire en question est composé d'une grande quantité de petites vacuoles sphériques qui montent du noyau vers la surface cellulaire et sont alignées les unes à la suite des autres formant des rangés parallèles. Certaines de ces vacuoles sont situées dans l'intérieur même du noyau ou appliquées sur sa surface; dans cet endroit la membrane nucléaire semble faire défaut et les grains chromatiques pénètrent librement entre les vacuoles voisines. Les vacuoles intranucléaires, entourées de tous côtés par les grains chromatiques, sont remplies d'une substance amorphe colorée en rouge, tandis que le reste des vacuoles situées dans le cytoplasme sont tantôt vides, tantôt contiennent des corps sphériques, dont la coloration est plutôt basique, faiblement violette ou plus foncée. Toutes les vacuoles appartenant à ce territoire nucléaire sont en relation étroite avec la ramification sous-jacente.

Un territoire nucléaire bien caractéristique et intéressant, parce qu'il décide de la nature des corps trouvés dans les vacuoles sécrétrices ou dans le cytoplasme des cellules séricigènes, est reproduit sur la figure 27 de la planche XXIII. Nous y voyons une grande ramification du noyau, sur laquelle sont appliquées de nombreuses vacuoles sécrétrices de très grandes dimensions, dont l'intérieur est occupé par des corps sphériques, volumineux de coloration rouge foncée. Mais ce qui caractérise surtout cette image, c'est la présence de corps tout à fait semblables, de même forme et de même coloration dans l'intérieur du noyau d'une part et d'autre part dans les vacuoles intranucléaires entourées de tous côtés par des grains chromatiques. Sans aucun doute les corps situés dans les deux sortes des vacuoles sont de même nature, et représentent des masses nucléolaires qui ont augmenté considérablement leur volume à cause de modifications secondaires. Le noyau en question ne contient aucun nucléole, il faut alors supposer que tous les nucléoles se sont amassés dans la partie superficielle du noyau ou bien ont déjà émigré dans le cytoplasme, où nous les voyons dans les vacuoles.

Quand la fonction sécrétrice des glandes séricigènes est un peu plus active et que le noyau élimine une quantité plus grande de substance dans le cytoplasme, des vacuoles en nombre beaucoup plus grand apparaissent dans ce dernier. Dans ces conditions les territoires nucléaires se confondent à tel point qu'on ne voit plus de limites précises entre les

territoires voisins et que le protoplasme entier sus-jacent aux ramifications nucléaires est farci de vacuoles très nombreuses, pressées les unes contre les autres. Une telle image est offerte par la figure 28 de la planche XXIII. Nous y voyons quelques branches nucléaires situées dans la partie basale du segment cellulaire dessiné, tandis que le reste du protoplasme renferme une quantité énorme de vacuoles, dont quelques-unes tantôt sont situées dans l'intérieur du noyau parmi les grains chromatiques, tantôt sont appliquées sur la surface de celui-ci. Ces vacuoles se caractérisent surtout par leur contenu, dont les aspects variés se voient très bien sur la figure. Les vacuoles intra- ou juxtanucléaires renferment une substance amorphe colorée en vert par le vert-lumière; les autres contiennent des corps de volume variable, dont un ou plusieurs sont pleins ou vacuolisés, dans ce dernier cas ils se présentent comme des anneaux. Tous ces corps sont constitués d'une substance qui ou bien prend le colorant acide, ou bien se colore en noir par l'hématoxyline ferrique. La plupart des vacuoles sont remplies simplement d'une masse amorphe colorée légèrement en vert; pourtant dans cette masse peuvent apparaître des corps figurés de forme et de coloration variables.

Quelle signification faut-il attribuer à toutes ces formations logées dans l'intérieur de vacuoles sécrétrices? La réponse n'est pas difficile, surtout quand nous comparons cette image avec celles dans lesquelles les territoires nucléaires sont encore bien séparés. Les vacuoles renferment des substances provenant du noyau, à savoir de la substance nucléolaire, comme nous avons pu le démontrer de façon tout à fait précise. C'est pourquoi la substance, renfermée dans les vacuoles qui sont situées dans le noyau ou appliquées sur celui-ci prend une coloration acide, verte, elle se colore alors dans la teinte qui caractérise la substance nucléolaire. Les autres corps, constitués d'une substance qui prend une coloration plus ou moins noire après l'action de l'hématoxyline ferrique, sont plus difficiles à interpréter. Nous reviendrons sur ce fait quand nous interpréterons quelques autres images rencontrées dans les cellules séricigènes.

Une particularité intéressante, que montrent avec plus ou moins d'évidence certains territoires nucléaires, est la présence, parmi les corps acidophiles qui se rencontrent en nombre prepondérant, d'autres corps, de forme sphérique ou irrégulière, et de volume variable, qui se caractérisent surtout par leur coloration variée. Tantôt ils prennent le colorant basique, tantôt montrent une coloration neutre, tantôt présentent une masse acidophile entourée d'une mince écorce basophile. Tous ces corps de coloration variable sont représentés précisément dans la figure 29 de la planche XXIII.

Le territoire nucléaire est ici volumineux et se détache bien du protoplasme ambiant; il s'étale sur les bases de trois ramifications nucléaires. Les noyaux montrent une structure typique granuleuse; nous y voyons une grande quantité de grains chromatiques colorés de façon caractéristique en bleu par le bleu d'eau; parmi eux se trouvent des nucléoles peu nombreux, de petit volume, colorés en rouge vif par l'éosine. La structure des sacs nucléaires change d'un endroit à l'autre. Dans les parties avoisinant les noyaux, les sacs montrent de minces et courtes fibrilles qui se pelotonnent dans divers sens sans former de réseau évident; outre les fibrilles nous y voyons aussi de fines granulations disséminées; toutes ces formations prennent le colorant basique et sont teintées en bleu clair par le bleu d'eau. D'ailleurs dans l'intérieur des sacs se rencontrent des corps de volume variable, dont la coloration change presque d'un corps à l'autre. Les uns sont colorés en rouge foncé ou en rouge clair, les autres en bleu foncé ou clair, les derniers enfin montrent une coloration violette forte ou faible. En plus de ces corps nous en voyons encore d'autres qui colorés par la teinture acide dans leur intérieur montrent une écorce basophile d'épaisseur variable.

La signification de ces corps différents par leur coloration n'est pas difficile à résoudre surtout en prenant en considération le mécanisme de la formation des sacs et des territoires nucléaires. Les territoires nucléaires se forment par l'ouverture de l'espace intranucléaire, par la disparition de la membrane qui les entourait. Les grains volumineux de coloration acidophile sont des nucléoles, ainsi que nous l'avons démontré de façon péremptoire. Ces corps, qui siègent tout d'abord dans les mailles du réseau plastinien imprégné par de la chromatine, deviennent ensuite plus ou moins libres, quand les sacs nucléaires s'ouvrent et communiquent avec le cytoplasme. Sur l'origine des corps basophiles on peut énoncer l'opinion suivante. A cause de l'augmentation des corps nucléolaires et de la rupture de la membrane nucléaire qui ferme le sac nucléaire, les filaments du réseau se rompent, se déchirent, se pelotonnent et forment peut-être des corps plus volumineux qui imprégnés par de la substance chromatique conservent pendant quelque temps la coloration basique. Il peut arriver aussi que la substance chromatique délivrée des filaments ou des points nodaux du réseau s'étale sur un corps acidophile et lui forme une écorce basophile. D'ailleurs il est possible aussi, que la source des corps basophiles, que nous rencontrons dans les sacs ou territoires nucléaires, soit la chromatine, qui avec les nucléoles se ramasse dans l'espace intranucléaire et y subit certains changements, grâce auxquels ces grains chromatiques acquièrent leur volume considérable.

Qu'un certain rôle dans la formation du produit sécrété revienne aussi à la chromatine nucléaire qui émigre du noyau en même temps que les nucléoles, c'est ce dont témoignent les images que nous voulons encore faire passer sous les yeux.

Regardons tout d'abord la figure 30 de la planche XXIII. Elle représente une coupe passant par une ramification nucléaire, sur laquelle sont situés, tantôt dans des vacuoles tantôt librement dans le cytoplasme, des grains et des corps plus volumineux de forme et de coloration variables. Plus près du noyau on voit des corps plus gros colorés fortement en bleu, situés dans des vacuoles. Les autres vacuoles plus éloignées du noyau renferment des corps sphériques colorés fortement en rouge et des grains plus petits dont la coloration est tantôt acide, tantôt basique. Parmi ces grains on en trouve aussi qui montrent une coloration violette plus ou moins forte. Trois vacuoles sont remplies d'une substance amorphe colorée légèrement en bleu; dans cette masse on voit dans l'intérieur d'une vacuole un corps volumineux coloré en rouge foncé. Dans la cavité nucléaire on ne voit pas du tout de nucléoles.

De cette image on pourrait tirer la conclusion que la substance basophile représente de la chromatine nucléaire éliminée dans le cytoplasme; elle y subit sans doute des changements secondaires, parce que dans la lumière du canal sécréteur on ne voit plus que des substances colorées par les réactifs acides.

L'image que nous avons reproduite se rencontre assez rarement; c'est pourquoi nous croyons que seul le passage de la substance nucléolaire, que nous avons observé de façon si précise, caractérise les phénomènes nucléaires sécrétoires dans les cellules séricigènes.

Nous trouvons un autre appui pour l'opinion soutenue plus haut dans l'image des grains de sécrétion que nous observons tantôt dans les vacuoles tantôt libres dans le cytoplasme des éléments séricigènes, surtout quand la fonction n'est pas intense. Les grains en question sont représentés dans leur ensemble sur la figure 31 de la planche XXIII. Ils peuvent revêtir des formes très variables; ce sont tantôt des corps sphériques ou ovalaires, tantôt des bâtons ou des baguettes, qu'on voit très bien sur la figure. Mais plus intéressante que leur forme est la coloration de ces formations. Presque toujours ces corps sont colorés à la fois par le colorant acide et par le colorant basique. Quand le corps a la forme d'un bâton. les bouts sont acidophiles, la partie moyenne basophile. Quand le corps est composé de deux sphérules unies par une baguette, deux sphérules se colorent en rouge, par conséquent ont une affinité acide, la baguette montre la coloration violette, par conséquent

basique. Quand le grain de sécrétion est un corps sphérique nous le voyons pousser très souvent un petit cône ou un prolongement plus long toujours basophile, tandis que le globule reste coloré par la teinture acide. Dans certains cas la relation de ces deux substances différentes n'est pas aussi étroite et nous voyons un globule rouge coiffé seulement d'un croissant de substance basophile.

Il faut donc conclure de ces images que la substance qui constitue les grains de sécrétion est composée presque toujours de deux substances différentes quant à leur coloration: — l'une est acidophile, l'autre basophile. De cette propriété de coloration des grains de sécrétion on pourrait tirer les hypothèses suivantes. On bien les nucléoles aux dépens desquels se forment les grains contiennent deux substances: acidophile et basophile; ou bien la substance acidophile des grains représente la substance nucléolaire et l'autre basophile correspond à la chromatine nucléaire. Nous n'avons pu trouver dans nos préparations aucune preuve à l'appui de cette hypothèse, que les nucléoles contiennent aussi une substance basophile (la chromatine) dans leur intérieur. La coloration des nucléoles est toujours acidophile, jamais nous n'avons rencontré de corps nucléolaires offrant même une trace de substance basophile. Il faut alors se ranger à la deuxième supposition; elle est fondée sur des images qui ne sont pas très frequentes mais qu'en tout cas nous avons rencontrées dans nos recherches.

Cette hypothèse a pour elle des observations de grains qui se forment dans l'intérieur du noyau, dans les sacs et les territoires nucléaires. Nous y voyons les corps de coloration très variable, que nous avons décrits plus amplement dans les lignes qui précèdent (voir les figs. 16, 17, 18, 20, 29). Les corps acidophiles sont sans doute les nucléoles, les corps basophiles des masses de substance chromatique, qui dans les sacs complètement fermés imprègne les filaments plastiniens ou se trouve en quantité plus grande dans les points nodaux, où s'entrecroisent les filaments. Dans les sacs ouverts ou dans les territoires nucléaires quand les filaments se rompent et se pelotonnent, la chromatine forme des corps plus volumineux ou s'étale sur les corps acidophiles pour les entourer d'une écorce. Il est possible aussi, que pendant la formation des sacs, quand dans un endroit du noyau s'amassent des nucléoles, une certaine quantité de grains chromatiques reste en place pour former ensuite des corps plus volumineux, qu'on peut voir sur les figures 17, 18, 20, 29. Il peut arriver aussi que les nucléoles émigrés du noyau emportent de petites particules de substance chromatique qui s'accolent à leur surface; ces particules deviendront de plus en plus évidentes et prendront des

formes caractéristiques. Des modifications secondaires se manifestent par des changements de la coloration qui de basique devient acide; c'est pourquoi nous observons dans les territoires nucléaires de nombreux corps doués d'affinité pour les colorants neutres et acides. Dans le sac nucléaire reproduit sur la figure 29 les corps en question montrent tous les degrés intermédiaires entre une coloration basique et une coloration acide; ils représentent donc sans doute des formes de passage.

C'est de la même façon qu'on pourrait interpréter la structure et la coloration des corps qui occupent des vacuoles intraprotoplasmiques sur la figure 28 de la planche XXIII, dont nous avons parlé plus haut. Les corps de figure très variable ou des amas d'une substance qui prend l'hématoxyline ferrique avec plus ou moins d'avidité peuvent représenter de la substance chromatique qui dans l'intérieur des vacuoles subit certains changements de forme et de coloration. Ou bien cette substance peut provenir directement du noyau cellulaire dont elle a été éliminée, ou bien des particules de cette substance deviennent libres après la séparation de fins prolongements filiformes du corps nucléaire qui, comme nous le voyons sur la figure, s'avancent librement parmi les vacuoles sécrétrices. Le prolongement séparé et morcelé donne naissance aux grains de substance chromatique qui tombent ensuite dans les vacuoles pour y subir des changements secondaires. Cette supposition est vérifiée par des préparations du même animal, colorée par l'hématoxyline et l'éosine; tous les corps qui étaint colorés en noir, présentent sur une telle préparation une coloration violette, caractéristique de la substance chromatique.

Toutes les figures que nous avons présentées et décrites en détails dans les lignes qui précèdent suffisent d'après notre avis pour faire accepter la participation du noyau aux processus sécrétoires qui ont lieu dans les éléments cellulaires des glandes filières des larves des Lépidoptères. Elles démontrent de façon tout à fait sûre que c'est le n u c l é o l e qui prend surtout part à l'élaboration du séricigène (Gilson). Cette matière deversée dans le canal sécréteur par des phénomènes spéciaux, auxquels Gilson (l. c.) a donné le nom de triage, se transforme en soie, qui est toujours couverte de la substance connue sous le nom de grès.

Après avoir décrit sur les figures les images que montrent les cellules des glandes filières pendant les divers états fonctionnels nous voulons maintenant présenter dans un court exposé les phénomènes qui accompagnent la fonction sécrétrice dans les éléments séricigènes et qui la caractérisent.

En faveur de la participation du noyau au processus sécrétoire parlent surtout de nombreuses images. Elles démontrent que les vacuoles sécrétrices restent en relation très intime avec les noyaux cellulaires. Cette relation est assurée par la division du protoplasme cellulaire entier en de nombreux territoires nucléaires, c'est-à-dire en territoires constitués de nombreuses vacuoles qui naissent d'un noyau, d'une ramification nucléaire.

Les phénomènes de la fonction nucléaire peuvent se présenter de trois façons, qui dépendent seulement du degré d'intensité de la fonction sécrétrice.

I. Quand la fonction glandulaire est moins intense, les phénomènes ne sont pas très évidents du côté du noyau. Les nucléoles émigrent individuellement du noyau, traversant la membrane nucléaire, et tombent dans le cytoplasme, où nous les voyons libres ou inclus dans des vacuoles intraprotoplasmiques. Des phénomènes semblables d'émigration des nucléoles dans le cytoplasme destinés à donner le matériel de sécrétion ont été décrits par de nombreux auteurs, qui ont donné à ces nucléoles émigrés le nom de «pyrénosomes». Les pyrénosomes, comme nous le voyons, ne diffèrent des nucléoles situés dans l'intérieur du noyau que par leur volume beaucoup plus considérable et par le changement plus ou moins évident de la coloration; il faut alors admettre que les pyrénosomes subissent certains processus dont le plus évident est celui du gonflement.

Outre ce mode d'élimination isolée des nucléoles, il en existe un autre dans lequel les substances nucléolaires subissent auparavant une dissolution dans l'intérieur du noyau, très probablement dans le suc nucléaire et transformés en un liquide passent à travers la membrane nucléaire. Dans ces conditions le noyau reste en communion directe avec de nombreuses vacuoles plus ou moins grandes, dans lesquelles transsude la substance nucléolaire dissoute; nous la voyons comme une masse amorphe de coloration tout à fait semblable à celle des nucléoles. Cette dissolution de la substance nucléolaire a réellement lieu dans le noyau, comme en témoignent des images de vacuoles intranucléaires remplies de la même substance qui comble les vacuoles du protoplasme.

II. Des processus fonctionnels d'intensité moyenne se manifestent sur les préparations par des phénomènes plus évidents de la part du noyau. Les noyaux normalement déjà ramifiés se ramifient encore plus abondamment; leurs rameaux poussent des prolongements filiformes ou des arborisations pseudopodiques, qui parviennent jusqu'à la surface cellulaire et s'y terminent par des extrémités libres dépourvues très souvent de

limites précises. Un examen plus minutieux de ces prolongements nucléaires persuade, qu'ils sont constitués de substance nucléolaire; celle-ci, à la faveur de ces prolongements chemine du noyau dans le protoplasme, où nous la retrouvons sous la forme de fines granulations disséminées, qui tombent ensuite dans les vacuoles sécrétrices et y subissent des changements secondaires. De cette façon une plus grande quantité de la substance nucléolaire peut prendre part aux processus sécrétoires.

Ce phénomène peut revêtir encore une autre forme, qui se caractérise par l'élimination en masse de nombreux nucléoles; ceux-ci tombent dans une vacuole sécrétrice de grandes dimensions qui reste en relation étroite avec le noyau. C'est dans cette vacuole que s'amassent des nucléoles émigrés du noyau qui après avoir subi certains changements tombent dans le cytoplasme et de là dans le canal sécréteur.

III. La fonction sécrétrice d'intensité maxima qui a lieu dans les glandes filières pendant la nymphose, se manifeste par des modifications bien profondes dans la forme et la structure du noyau tout à fait probantes de la fonction sécrétrice directe du noyau. Pendant ces états fonctionnels nous voyons que déjà dans l'intérieur du noyau a lieu la préparation du produit de sécrétion que nous pourrions nommer le «prosécrét». Les phénomènes qui accompagnent ces processus se présentent de la façon suivante. Dans l'intérieur du noyau apparaissent tout d'abord des corps sphériques de volume variable, de nature nucléolaire attestée par leur coloration, qui sont situés librement parmi les grains chromatiques. Ensuite le nombre de ces grains augmente; ils s'amassent tous dans un endroit du noyau, y provoquent des changements de la structure et de la constitution de cette région intranucléaire limitée en dehors par de la substance chromatique. Le grains chromatiques y disparaissent, les filaments de la plastine nucléaire deviennent plus évidents et forment un réseau à mailles assez régulières dans lesquelles se placent les nucléoles. Les nucléoles subissent ensuite un gonflement considérable qui détermine l'augmentation de leur volume et l'extension passive des mailles du réticulum. Il faut ajouter encore que les filaments plastiniens montrent d'abord une coloration basique à cause de leur imprégnation par de la substance chromatique. Dans ces espaces intranucléaires semblables à de véritables sacs, on rencontre auprès de nucléoles gonflés qui montrent une coloration caractéristique acide, d'autres corps encore, que distingue leur coloration basique et qui proviennent sans doute de la substance chromatique.

Les sacs nucléaires jusqu'à ce moment fermés s'ouvrent ensuite largement à la surface de la cellule; l'intérieur du noyau débouche directe-

ment avec le cytoplasme; le prosécrét passe dans ce dernier, où les grains de sécrétion se placent dans des vacuoles et parviennent même dans la lumière du canal glandulaire. Le noyau dont la forme était déjà altérée par la présence du sac intranucléaire subit des changements de forme encore plus complets jusqu'à ce que sur la coupe le noyau présente la figure d'un fer à cheval. Quand tous les grains du prosécrét ont été éliminés dans le cytoplasme, le noyau fortement réduit ne montre plus dans son intérieur qu'un réseau plastinien de coloration acide qui s'unit directement avec le protoplasme ambiant. Le noyau a terminé son rôle dans l'élaboration du prosécrét aux dépens de la substance nucléolaire et subit très souvent une dégénération ultérieure.

Ces trois modes de participation du noyau à la fonction sécrétrice des cellules filières persuadent que le matériel principal aux dépens duquel le produit de sécrétion se forme, est la substance nucléolaire qui subit des changements très évidents tantôt dans le cytoplasme, tantôt déjà dans l'intérieur du noyau. En plus des images bien certaines dont nous avons parlé plus haut et qui permettent de soutenir cette affirmation, nous pouvons nous baser encore sur ce fait, que la quantité de substance nucléolaire dans les noyaux des cellules séricigènes diminue de plus en plus quand l'intensité du processus fonctionnel augmente, jusqu'à ce que les nucléoles disparaissent complètement dans les éléments épuisés. Les nucléoles sont donc la source, le matériel du produit sécrété dans les cellules séricigènes.

Il faudrait répondre encore à la question de savoir si les nucléoles se bornent à fournir le matériel pour le produit de sécrétion qui est élaboré ensuite au sein du cytoplasme, ou s'ils se transforment eux-mêmes en un produit qui ne fait que traverser le protoplasme pour passer ensuite dans le canal sécréteur et y former la soie. En nous basant sur les nombreuses images que nous avons reproduites ainsi que sur les préparations de diverses espèces d'animaux examinées très soigneusement, nous nous sommes fait cette opinion que ce sont les nucléoles eux-mêmes qui se transforment directement en produit de sécrétion. Comme l'a démontré Gilson (l. c.) le produit des glandes filières est la soie qui forme dans le milieu du canal sécréteur un cylindre axial, dont la surface est couverte toujours par la substance, connue généralement sous le nom de grès. La comparaison de ce cylindre axial de soie avec la substance nucléolaire gonflée qu'on rencontre tantôt dans l'intérieur du noyau (dans les sacs ou territoires nucléaires) tantôt dans le protoplasme ou dans les vacuoles de celui-ci, prouve que la ressemblance de ces corps est très grande; la substance de la soie ainsi que la substance des nucléoles offrent les

mêmes réactions colorées. La plus caractéristique est la coloration de ces deux substances avec le triacide d'Ehrlich-Biondi, qui de la même façon colore les nucléoles dans le noyau, ceux qui ont émigré dans le protoplasme et la substance séricigène du canal sécréteur. D'après tout ce que nous avons dit il faut admettre que la substance nucléolaire se transforme elle-même en produit de sécrétion, c'est-à-dire, en soie.

Ayant admis que les nucléoles fournissent le matériel, duquel se forme le produit principal élaboré par les glandes filières, la soie, il est nécessaire de supposer, puisque ce matériel nucléolaire s'épuise continuellement qu'il doit se régénérer aussi continuellement pour pouvoir prendre part à de nouveaux processus sécrétoires. Comment se fait cette régénération de la substance nucléolaire dans les noyaux des cellules séricigènes, cela n'est pas facile à élucider. Pourtant nous avons pu observer des images très intéressantes qui pourraient peut-être jéter un peu de lumière sur cette question. Examinons de plus près la figure 32 de la planche XXIII qui représente les diverses formes sous lesquelles les nucléoles apparaissent dans le noyau. La figure est empruntée à une préparation colorée à l'hématoxyline ferrique; c'est pourquoi les nucléoles sont colorés en noir et se distinguent bien des grains chromatiques colorés plus en gris. Sur cette figure les nucléoles seuls ont été dessinés. L'aspect de ces corps est très bizarre. Les uns sont assez volumineux et d'ordinaire apparaissent distincts; les autres plus petits sont souvent rangés l'un à côté de l'autre de façon qu'ils forment des agglomérats ou des chaînettes de longueur variable. Très souvent les nucléoles se rassemblent au nombre de 4 pour former des tétrades, ou réunis au nombre plus grand prennent la configuration d'un astéroide, d'une rosette. Assez souvent un ou plusieurs nucléoles plus volumineux sont entourés de quelques corpuscules plus petits. En plus de ces figures, qui se rencontrent le plus fréquemment, nous voyons aussi des nucléoles de forme bien différente; ce sont des bâtons plus ou moins longs, séparés ou accolés, des bâtons avec des bouts épaissis et la partie moyenne rétrécie, donnant l'impression que ces corps se divisent en deux bâtons plus courts. Assez fréquemment on observe des rangés de courts bâtonnets presque tangents l'un à l'autre. Outre ces formes nous avons pu rencontrer aussi des nucléoles en forme de virgules, avec un rétrécissement au milieu, d'autre en fer à cheval et beaucoup d'autre forme.

Que signifie cette image? La réponse n'est pas facile, car nous ne savons pas beaucoup sur le mode de multiplication des nucléoles. De nombreux auteurs ont décrit dans les noyaux des divers éléments glan-

dulaires la fragmentation des nucléoles, mais ils ne renseignent pas sur la façon dont ce processus se passe dans le noyau. Les phénomènes bien nets de la division des nucléoles a décrit Aimé (1) dans les grandes cellules de l'organe de Bidder chez *Buffo calamita*. Les nucléoles s'allongent, condensent sa substance aux deux extrémités et forment deux boules, entre lesquelles apparaît une ligne de démarcation; après les deux nucléoles fils s'écartent l'un de l'autre. La division peut se compliquer encore d'une telle façon, qu'elle s'opère dans diverses directions que cause la formation d'un «appareil nucléolaire compliqué» qui peut présenter des formes très variables.

Dans notre objet d'études la fragmentation ne peut être démontré facilement parce que les nucléoles se trouvent dans le noyau en nombre très considérable et montrent un volume des plus variables. On en vient alors à supposer que toutes ces figures de nucléoles ont la signification de phénomènes de la division directe des nucléoles; des particules très petites de substance nucléolaire augmentent ensuite de volume et prennent la forme et les dimensions des nucléoles que nous voyons dans les noyaux normaux. Ce phénomène aurait pour but de préparer une quantité plus grande de substance nucléolaire, celle-ci s'épuisant à mesure de son élimination dans le cytoplasme et de sa transformation en produit de sécrétion.

Dans les lignes qui précèdent nous avons démontré que la substance nucléolaire joue un rôle prépondérant dans la fonction sécrétrice des glandes filières. Pourtant les images rencontrées plaident en faveur de l'hypothèse qu'un certain rôle revient aussi à la chromatine nucléaire; car elle apparaît pendant certains états fonctionnels dans le cytoplasme ou dans les vacuoles comme une substance amorphe basophile, et constitue, comme nous l'avons vu, une partie aussi des grains de sécrétion. Il faut avouer d'ailleurs que la participation bien évidente de la chromatine nucléaire aux processus sécrétoires ne peut être démontrée de façon aussi précise que la participation de la substance nucléolaire. Il est très possible que la chromatine éliminée du noyau subisse des changements profonds; elle se transformerait en une autre substance qui montre des propriétés coloratives différentes et se colore avec les colorants neutres ou même acides; c'est pourquoi nous ne la voyons plus nettement dans le cytoplasme. Nous pourrions peut-être supposer que la chromatine donne le matériel destiné à la formation de la seconde partie du contenu du canal sécréteur, c'est-à-dire du grès; car cette substance affecte très souvent une neutrophilie marquée, même une légère basophilie. Que la chromatine joue un certain rôle, c'est ce que prouvent les images de sacs

nucléaires, dans lesquels nous rencontrons presque toujours, auprès des nucléoles fortement gonflés, des corps de forme et de volume variables, à coloration basophile, qui après l'ouverture des sacs tombent dans le cytoplasme, pour y subir des changements successifs et donner le matériel de la sécrétion cytoplasmique.

Nous voulons encore traiter une question qui nous semble assez importante, c'est, s'il existe certaines relations entre la substance nucléolaire et la substance nucléaire propre, c'est-à-dire, la chromatine. Nous savons que la signification des nucléoles dans l'élément nucléaire n'est pas élucidée[1]). Les nucléoles sont considérés tantôt comme des reservoires de chromatine, tantôt comme des corps qui doivent servir pour la formation de la chromatine ainsi comme des laboratoires de cette substance. D'après d'autres opinions les nucléoles sont des amas de substance de réserve, des produits du métabolisme nucléaire ou enfin ont la signification d'organes sécréteurs. Moroff admet que les nucléoles jouent un rôle important dans la formation de la chromatine et croit que la chromatine et la pyrénine qui constituent les nucléoles, sont des substances dont la composition chimique ne présente pas de grandes différences. Acceptant ce rôle des nucléoles dans le noyau, il faut supposer qu'entre ces deux substances qui ordinairement diffèrent par leurs réactions colorées l'une de l'autre, existent des relations très intimes et qu'un passage d'une substance dans l'autre, la transformation de la substance nucléolaire en chromatine et vice-versa, est très possible. Cette supposition se base encore sur les images que nous avons observées pendant nos recherches, à savoir, qu'avec l'augmentation du nombre et du volume des nucléoles la substance chromatique semble subir une réduction évidente. Ce phénomène nous le voyons surtout sur les figures où les sacs nucléaires remplis d'un grand nombre de nucléoles très volumineux possèdent seulement un croissant de substance chromatique qui leur sert de base. Un fait qui est aussi à l'avantage de cette relation entre la chromatine et la pyrénine est illustré par la figure 27 (planche XXIII). Nous y voyons que les grains chromatiques sont les plus nombreux dans la région du noyau où apparaissent au sein de vacuoles des nucléoles fortement gonflés, tandis que dans la partie basale les grains chromatiques se trouvent en quantité si restreinte qu'ils découvrent le réseau plastinien qui seul est imprégné par de la chromatine.

[1]) Cette question est traitée de façon plus approfondie dans notre travail: «Sur les changements de la structure nucléaire . . .» etc.; nous y renvoyons le lecteur.

Les recherches sur les glandes filières nous permettent de compléter jusqu'à un certain degré nos connaissances sur la structure et la constitution du corps nucléaire, dont nous avons parlé plus complètement dans notre travail précédent. La structure du noyau est polymorphique; quoique dans notre objet d'études elle soit le plus souvent granuleuse, elle peut cependant se transformer en une structure réticulaire, liée au fonctionnement d'élément nucléaire. D'ailleurs le noyau est constitué de plastine nucléaire, dont les formations revêtent tantôt la forme de grains tantôt celle d'un réticulum imprégnés par de la chromatine nucléaire; cette substance peut les abandonner dans certains moments et démasquer ainsi leurs propriétés. Nous voyons aussi qu'une limite précise entre le noyau et le protoplasme n'existe pas, que les formations plastiniennes communiquent directement avec la plastine cellulaire, ce que démontre très bien p. e. la figure 22; ici le réseau plastinien passe insensiblement au protoplasme de structure granuleuse. Cette image parle aussi pour l'identité du caryoplasme et du cytoplasme; la différence dans leur structure dépend seulement de l'état fonctionnel.

Résumé.

Au cours de nos recherches sur les glandes filières des larves des Lépidoptères et surtout sur la structure et le fonctionnement du noyau des cellules séricigènes nous avons constaté les faits suivants.

1. Le noyau abondamment ramifié dans la cellule a une structure le plus souvent granuleuse. Dans la cavité nucléaire on rencontre de nombreux petits grains de chromatine qui se colorent électivement avec les colorants dits nucléaires; parmi ces grains on voit un nombre très grand de nucléoles colorés toujours de façon caractéristique.

2. Le noyau joue un rôle important dans les processus sécrétoires; il participe directement à la formation du produit de sécrétion. C'est la substance nucléolaire qui donne le matériel pour les processus sécrétoires.

3. Sélon l'intensité des processus fonctionnels, la substance nucléolaire est éliminée du noyau tantôt sous la forme de corps séparés, tantôt sous celle d'un liquide produit par la dissolution des nucléoles dans l'intérieur du noyau. Dans ces conditions la substance nucléolaire liquéfiée remplit plus ou moins abondamment des vacuoles qui conservent des relations très étroites avec le noyau. Avec l'augmentation d'intensité de la fonction les masses nucléolaires deviennent plus nombreuses; elles franchissent des prolongements filiformes du noyau et tombent dans le

protoplasme ou passent directement dans une vacuole sécrétrice qui reste en rapport très intime avec le noyau. Pendant le fonctionnement maximum, il se forme dans l'intérieur du noyau aux dépens des nucléoles une sorte de prosécrét. Les transformations ont d'abord lieu dans les sacs nucléaires qui s'ouvrent ensuite largement et forment avec le cytoplasme environnant des territoires nucléaires; chaque territoire est un champ morphologique distinct où s'accomplit la fonction nucléaire.

4. Des changements que subit la substance nucléolaire tantôt après son élimination dans le cytoplasme, tantôt déjà dans l'intérieur du noyau, le plus caractéristique et le plus évident est le gonflement, qui provoque l'augmentation de volume et la modification de la coloration des nucléoles.

5. Aux dépens de la substance nucléolaire, éliminée dans le protoplasme tantôt directement et en nature, tantôt après préparation dans le noyau (prosécrét), se forme le fil de soie qui remplit le canal sécréteur; il montre les mêmes propriétés de coloration que les nucléoles intranucléaires et intraprotoplasmiques.

6. En outre de la substance nucléolaire, la chromatine prend très probablement part à l'élaboration du produit de sécrétion mais à un degré plus restreint. Elle subit dans le protoplasme des changements assez profonds et passe dans le canal sécréteur pour y former peut-être le grès qui couvre le fil de soie.

7. Les phénomènes qu'on observe si nettement dans les cellules séricigènes et dans leurs noyaux pendant la fonction glandulaire doivent être rapportés à la pyrénolyse.

Index Bibliographique.

Cet index ne contient que les travaux qui se rapportent à la question des glandes filières. Pour les autres travaux que nous avons mentionnés pendant nos descriptions nous renvoyons le lecteur à l'index bibliographique de notre travail précédent.

1. Aimé, P. Figures de division dans les nucléoles des grandes cellules de l'organe de Bidder chez Bufo calamita. C. R. de l'Association d. Anatomistes. II. réunion. Marseille 1908.
2. Gilson, G. Recherches sur les cellules sécrétantes. I. La soie et les appareils séricigènes. I. Lépidoptères. La Cellule. T. VI. 1890.
3. —— Recherches sur les cellules sécrétantes. I. La soie et les appareils séricigènes. I. Lépidoptères (suite). II. Trichoptères. La Cellule. T. X. 1894.
4. —— Recherches sur les cellules sécrétantes. II. Les glandes filières de l'Owenia fusiformis Delle Chiaje. La Cellule. T. X. 1894.
5. Korschelt, E. Über die Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Ein Beitrag zur Kenntnis vom feineren Bau des Zellkerns. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklg. Bd. XLVII. 1896.

6. Korschelt, E. Über den Bau der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklg. Bd. XLIX. 1897.

7. Marshall, W. S. and Vorhies, C. T. Cytological studies on the spinning glands of Platyphylax designatus Walker (Phryganide). Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XXIII. 1906.

8. Maziarski, S. Recherches cytologiques sur les organes segmentaires des Vers de terre. Arch. polonais des sciences biologiques et médical. Vol. II. 1903.

9. —— Sur les changements morphologiques de la structure nucléaire dans les cellules glandulaires. Contribution à l'étude du noyau cellulaire. Arch. f. Zellforschung. Bd. IV. 1910.

10. Meves, Fr. Zur Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklg. Bd. XLVIII. 1897.

Explication des figures des planches XXII—XXIII.

Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire d'Abbe, les images ont été projetées sur la table à dessiner à la hauteur de la platine du microscope. La plus grande partie des figures ont été dessinées avec l'objectif à immersion homogène de Zeiss 2,0, 1,30 et avec l'oculaire compensateur 8, sauf quelques-unes, pour lesquelles le grossissement est désigné séparément. Le noyau reproduit sur chaque figure répond en réalité à la coupe d'une ramification nucléaire, c'est pourquoi l'expression «le noyau» ou «les noyaux» doit signifier «la ramification» ou «des ramifications» nucléaires; c'est par abréviation que nous faisons usage du terme «noyau».

Fig. 1. *Pieris rapae* L. Fixation: liquide de Bouin, coloration: hématoxyline acide d'Ehrlich et éosine. Noyau normal. Les grains chromatiques petits, de forme sphérique, colorés en violet remplissent toute la cavité nucléaire. Parmi ces grains on voit des corps beaucoup plus grands, de volume variable, de coloration rouge, qui représentent les nucléoles, dont le nombre est très considérable. D'ailleurs on ne voit pas d'autres substances figurées dans l'intérieur du noyau. La membrane très mince à coloration plutôt acide entoure le noyau.

Fig. 2. *Pieris rapae* L. Même fixation: coloration; bleu d'eau et éosine. La structure du noyau est tout à fait la même que dans la figure précédente, seulement la coloration des grains chromatiques est bleue (par le bleu d'eau). Les nombreux nucléoles colorés en rouge montrent un volume beaucoup plus considérable. La membrane nucléaire très mince présente une coloration faible, acide.

Fig. 3. *Pieris rapae* L. Même fixation; coloration: hématoxyline ferrique et vert-lumière. Noyau normal offrant la structure typique des noyaux des glandes filières. La substance chromatique est nettement granuleuse, les grains petits, sphériques, montrent une coloration grise, tandis que les nucléoles très nombreux, de forme et volume variables possèdent une forte coloration noire. La membrane très mince montre une coloration grise.

Fig. 4. *Pieris rapae* L. Même fixation; coloration: solution triacide d'Ehrlich-Biondi. Les grains chromatiques prennent la coloration caractéristique verte, tandis que de nombreux nucléoles montrent une teinte rouge-pourpre. La membrane

nucléaire, d'ailleurs à peine visible, est colorée de même façon mais beaucoup plus faiblement.

Fig. 5. *Vanessa urticae* L. Fixation: liquide de Mann; coloration: hématoxyline alunée et éosine. Grossissement: objectif apochromatique 4,0, 0,95, oculaire compensateur 8. La figure est faite d'après une coupe longitudinale de glande filière et représente une partie de la cellule avec quelques ramifications du noyau. La forme de ces ramifications nucléaires est très variable; des corps oblongs poussent des prolongements plus effilés dans la direction de la lumière du canal sécréteur. Les prolongements en question ne montrent pas de surface lisse, mais sont munis de fines arborisations formées de substance chromatique qui pénètrent librement dans le protoplasme. Ces arborisations entourent partiellement de petites vacuoles claires, dans lesquelles se trouvent de petits corps acidophiles. Le nombre de ces corps est assez grand; trois d'entre eux plus volumineux sont situés sur trois ramifications nucléaires plus grossières; quelques-uns plus petits sont appliqués sur des arborisations d'autres ramifications du noyau. Des corps tout à fait semblables placés dans de petites vacuoles claires se trouvent aussi dans le cytoplasme de la partie superficielle de la cellule. Les corps en question montrent tous une coloration acide et se colorent par l'éosine plus ou moins fortement en rouge. La relation de ces corps avec le noyau est assez étroite, les expansions de la substance chromatique entourent presque de tous côtés les vacuoles qui contiennent ces corps. Les ramifications du noyau montrent la structure granuleuse typique; entre les grains chromatiques colorés en violet sont semés de nombreux nucléoles teintés fortement en rouge. Trois corps plus volumineux, qui sont situés dans des sortes d'écuelles formées par la substance chromatique des ramifications nucléaires, montrent une coloration plus forte. Le cytoplasme revête une structure filamenteuse dans sa partie basale; nous y voyons des bâtonnets rectilignes à coloration acidophile, rangés parallèlement les uns aux autres. La partie la plus superficielle du protoplasme est finement granuleuse et est parsemée ça et là de vacuoles claires remplies de corps acidophiles. Dans la lumière du canal on rencontre une masse granuleuse colorée par la teinture acide; le protoplasme est séparé de cette lumière par une ligne plus fortement colorée.

Fig. 6. *Vanessa urticae* L. Même fixation; coloration: bleu d'eau et éosine. Grossissement: immersion homogène 2,0, 1,30, oculaire compensateur 6. La figure ressemble beaucoup à la précédente et diffère seulement par ce fait, qu'ici les corps acidophiles situés dans les vacuoles intraprotoplasmiques sont beaucoup plus nombreux et sont appliqués non seulement sur les prolongements filiformes du noyau mais aussi sur la surface nucléaire dirigée vers la lumière du canal glandulaire. On voit aussi deux corps de grand volume l'un en forme de bâton, l'autre sphérique placés dans une vacuole intranucléaire près de la membrane du noyau. Dans le noyau même, des grains chromatiques colorés en bleu remplissent toute la cavité; parmi les grains on rencontre des nucléoles très nombreux. Les nucléoles et les corps intraprotoplasmiques ne diffèrent les uns des autres que par leur volume. Les relations de ces derniers avec le noyau semblent être très intimes.

Fig. 7. *Phalera bucephala* L. Fixation: liquide de Flemming; coloration: safranine seule. Même grossissement que dans la figure précédente. On a dessiné une partie de la cellule avec une ramification nucléaire. Le noyau montre une structure manifestement granuleuse: nous y voyons deux sortes de grains. Les uns sont petits, légèrement nuancés de rouge, ils représentent des grains de chromatine nucléaire. Parmi ces grains nous en voyons d'autres, en nombre restreint, de volume beaucoup plus

grand, colorés très fortement en rouge foncé. Ces corps représentent sans doute les nucléoles. Quelques-uns de ces corps sont situés tout près de la membrane nucléaire dans l'intérieur du noyau, ou même déjà dans le cytoplasme. Dans celui-ci, qui montre une structure finement granuleuse et une coloration rouge-grisâtre, on aperçoit des boules et des corps très volumineux, qui sont situés en grande partie dans des vacuoles cytoplasmiques.

Fig. 8. *Vanessa urticae* L. Fixation: liquide de Mann; coloration: bleu d'eau et éosine. Le noyau est seul dessiné. La forme est un peu allongé avec des extrémités plus effilées; il montre la même structure que celle des noyaux décrits et représentés sur les figures précédentes. Dans la cavité nucléaire on voit des grains chromatiques colorés en bleu et parmi ces derniers de nombreux nucléoles colorés en rouge vif. Des nucléoles occupent surtout les parties amincies du noyau et semblent se diriger vers les extrémités nucléaires. Chaque extrémité du noyau est occupée par un nucléole volumineux; nous voyons aussi à l'extérieur du noyau près de la membrane un corps qui ressemble aux nucléoles intranucléaires. L'orientation des nucléoles dans l'intérieur du noyau témoigne de leur acheminement dans le cytoplasme.

Fig. 9. *Phalera bucephala* L. Fixation: liquide de Bouin; coloration: bleu d'eau et éosine. On a dessiné le noyau seul, c'est-à-dire la coupe d'une ramification nucléaire. La substance chromatique, sous la forme de petits grains sphériques, colorés en bleu, remplit toute la cavité nucléaire; parmi les grains nous voyons des vacuoles parfaitement sphériques dont la paroi est formée de grains chromatiques. L'intérieur de ces vacuoles est occupé par des corps de volume considérable colorés en rouge vif par l'éosine. Deux corps semblables se trouvent en déhors du noyau, tangents à la membrane nucléaire qui est très mince et délicate. La coloration de ces corps, leur forme, leur position parmi les grains chromatiques ne laissent aucun doute quant à leur nature nucléolaire.

Fig. 10. *Lymantria dispar L.* Fixation: liquide de Carnoy; coloration: bleu d'eau et éosine. Grossissement: immersion homogène 2,0, 1,30, oculaire compensateur 6. Le rameau nucléaire en forme de cône émet un prolongement filiforme dans la direction de la lumière du canal glandulaire. La structure de ce prolongement est des plus intéressantes. Nous y voyons des corps sphériques plus grands dans la partie basale du prolongement, plus petits dans la partie effilée, qui sont rangés l'un à côté de l'autre. A l'extrémité libre du prolongement les corpuscules en question deviennent tellement petits qu'ils se dissocient en des granulations à peine visibles. Tous ces corps montrent la même forme et la même coloration que les nucléoles intranucléaires que nous apercevons dans le noyau parmi les grains chromatiques colorés ici en bleu par le bleu d'eau. De nombreux nucléoles s'amassent surtout à la base du prolongement. Un corps acidophile de même forme et de même coloration est situé librement dans le cytoplasme près de la membrane nucléaire. Le protoplasme finement granuleux renferme dans la partie superficielle de la cellule de nombreuses vacuoles qui semblent être tout à fait vides.

Fig. 11. *Pieris rapae* L. Fixation: liquide de Mann; coloration: hématoxyline ferrique et vert-lumière. Grossissement: objectif apochromatique 8,0, 0,95, oculaire compensateur 8. Coupe transversale d'une cellule avec de nombreuses ramifications du noyau. Toutes les ramifications nucléaires montrent des prolongements de forme très variable, très souvent pseudopodiques qui sont dirigés tous vers la lumière du canal sécréteur. Les prolongements tantôt sont tout à fait compacts et fortement colorés, tantôt présentent une structure finement granuleuse et se dispersent en de

fines granulations qui si répandent en un nuage dans le protoplasme de la partie superficielle de la cellule. La coloration de ces prolongements ainsi que de la fine poussière qui en provient est la même que celle des nucléoles qui se trouvent dans l'intérieur du noyau. Le protoplasme finement granuleux est parsemé, dans la partie la plus proche de la lumière, de nombreuses vacuoles qui contiennent de petits corpuscules de même coloration que les prolongements nucléaires. Dans l'intérieur du noyau on observe deux sortes de grains: les uns plus petits colorés plus faiblement, en gris, et d'autres plus volumineux colorés en noir. Les premiers sont des grains chromatiques, les autres des nucléoles. A la surface de la cellule on voit de minces filaments, colorés fortement en noir, qui semblent délimiter la cellule du côté du canal glandulaire.

Fig. 12. *Pieris rapae* L. Même fixation et grossissement; coloration: solution triacide d'Ehrlich-Biondi. Coupe transversale d'une cellule avec de nombreuses ramifications du noyau. Les particularités de structure du protoplasme, du noyau et des prolongements nucléaires sont les mêmes que dans la figure précédente. Nous voyons ici seulement que la différenciation colorée des substances nucléaires est beaucoup plus évidente, car la substance chromatique est colorée en vert, les masses nucléolaires en rouge-pourpre. Tous les prolongements filiformes qui proviennent du noyau, ainsi que les corps situés dans des vacuoles dont le protoplasme de la partie superficielle de la cellule est parsemé, et les nucléoles intranucléaires sont colorés de la même façon.

Fig. 13. *Phalera bucephala* L. Fixation: liquide de Bouin; coloration: hématoxyline alunée et éosine. On a dessiné le noyau seul, dont la forme est très bizarre. Le corps nucléaire a la forme d'une cupule de gland de chêne qui reçoit une vacuole de très grandes dimensions à paroi assez épaisse colorée par la teinture acide. Le noyau est composé de nombreux grains chromatiques colorés en violet, la vacuole contient de nombreux grains de volume variable qui sont tous colorés en rouge faible. Sur la vacuole nous voyons dans le cytoplasme trois corps volumineux teints de la même façon.

Fig. 14. *Phalera bucephala* L. Même fixation; coloration: solution triacide d'Ehrlich-Biondi. Une partie de la cellule est dessinée avec une ramification nucléaire. Dans le cytoplasme finement granuleux est situé le noyau de structure granuleuse typique; les grains chromatiques montrent la coloration caractéristique verte après l'action du triacide. Parmi ces grains on aperçoit des nucléoles nuancés en rouge-pourpre en nombre asses restreint qui se trouvent sourtout dans la partie basale et superficielle du noyau. Sur le noyau repose une grande vacuole claire, dans laquelle on voit de nombreux corps de volume assez considérable, qui montrent la même coloration rouge que les nucléoles intranucléaires. Quelques-uns de ces corps semblent traverser la limite qui sépare la vacuole et le noyau. Dans la partie la plus superficielle de la cellule on voit encore trois vacuoles beaucoup plus petites qui renferment aussi des corpuscules semblables; un de ces corps est libre dans le cytoplasme. Dans la lumière du canal sécréteur on rencontre des corps de même coloration mais de volume plus petit; l'un d'eux est plus volumineux et présente une vacuolisation évidente de sa masse.

Fig. 15. *Phalera bucephala* L. Même fixation; coloration: hématoxyline alunée et éosine. Coupe par une ramification nucléaire, le noyau seul est dessiné. La cavité nucléaire est rempli de grains chromatiques qui se caractérisent par leur coloration violette; une mince membrane semble entourer le corps nucléaire. Outre les grains chromatiques on voit dans l'interiéur du noyau onze sphérules colorées en rouge d'intensité variable. Une grande sphérule est colorée fortement, deux plus faiblement,

les autres montrent une teinte très faible. Les sphérules en question occupent les parties les plus superficielles du noyau et sont situées toujours sous la membrane nucléaire.

Fig. 16. *Phalera bucephala* L. en état de nymphose. Fixation: liquide de Mann; coloration: hématoxyline acide d'Ehrlich et éosine. Dessin de la coupe d'une ramification nucléaire. La structure du noyau est nettement granuleuse; les grains chromatiques sont très nombreux et montrent une coloration violette. Parmi les grains on trouve quelques petits corpuscules à coloration acide qui sont situés dans l'intérieur de petites vacuoles délimitées par de la chromatine. Dans le noyau, une très grande vacuole à laquelle la substance chromatique forme une paroi d'épaisseur variable. Cette énorme vacuole intranucléaire est remplie de formations figurées de deux sortes; les unes se présentent comme des corps sphériques de volume variable qui se colorent en rouge par l'éosine avec plus ou moins d'intensité, les autres comme un large réseau, composé de fibrilles minces à coloration basophile, qui s'entrecroisent et s'unissent pour former des mailles de figure variable. Aux points nodaux du réseau se trouvent des épaississements plus fortement colorés. Les corps acidophiles sont placés toujours dans l'intérieur des mailles du réseau basophile.

Fig. 17. Même objet et même fixation; coloration: hémalun et éosine. Dessin d'une partie de la cellule avec une ramification du noyau. Le protoplasme, finement granuleux dans la partie basale, montre une structure moins dense et vacuolisée dans la partie superficielle de l'élément cellulaire. Le noyau affecte une figure allongée et contient une énorme vacuole qui le distend fortement à tel point que la partie basale seule renferme une quantité notable de chromatine nucléaire, tandis que le reste de la vacuole est entouré d'un mince liséré chromatique. La vacuole est remplie, comme sur la figure précédente, par des corps de volume variable, de coloration acide, qui sont situés dans les mailles d'un réseau basophile. Les points nodaux où s'entrecroisent les filaments, montrent des épaississements plus ou moins accentués, plus fortement colorés; c'est surtout dans les points nodaux de la partie superficielle de la vacuole que se trouvent des corps basophiles plus volumineux. Les filaments du réseau semblent s'attacher à la mince membrane chromatique entourant la vacuole.

Fig. 18. Même objet et même fixation; coloration: hématoxyline alunée et éosine. Dessin d'une partie de la cellule avec une ramification du noyau, dont la masse est fortement réduite si bien que le noyau présente la forme de fer à cheval. La structure de celui-ci est d'ailleurs typiquement granuleuse et se compose de nombreux grains chromatiques fortement colorés en violet. L'intérieur du noyau, qui a la forme d'un sac, communique largement avec le protoplasme et les corps qui s'y rencontrent passent directement dans ce dernier; on ne voit aucune limite précise entre les deux parties de la cellule. Le sac montre une structure assez variable; les formations qui s'y trouvent répandues ressemblent à celles qui ont été décrites et dessinées dans les figures précédentes. Nous y voyons un réseau incomplet à coloration basophile de forme très irrégulière avec des points nodaux épaissis, des granulations fines ou des corps plus volumineux basophiles disséminés çà et là dans le sac, enfin des corps de grande taille qui montrent une vive coloration rouge. Tous ces corps sont situés presque toujours dans les mailles du réseau. Dans les vacuoles du cytoplasme et dans la partie superficielle de la cellule qui montre une réaction basophile faible, nous rencontrons quelques corps colorés faiblement en rouge, qui possèdent les mêmes caractères que les corps acidophiles situés dans le sac nucléaire.

Fig. 19. Même objet, mêmes fixation et coloration. Le noyau seul est figuré. Sur la coupe il présente une forme allongée, distendu qu'il est par un sac nucléaire,

auquel la chromatine forme une paroi qui disparaît à l'endroit où le sac s'ouvre et communique directement avec le cytoplasme. La partie basale du noyau représente seule un corps plus massif, qui est composé de petits grains sphériques colorés en violet caractéristique par l'hématoxyline. Parmi les grains on voit quelques nucléoles volumineux, colorés en rouge vif, qui s'orientent dans la cavité du noyau comme s'ils s'acheminaient vers le sac nucléaire. Le sac est rempli d'une substance finement granuleuse acidophile dans laquelle sont creusées des vacuoles claires de volume variable qui contiennent des corps sphériques colorés plus ou moins fortement en rouge.

Fig. 20. Même objet, mêmes fixation et coloration. Grossissement: immersion homogène 2,0, 1,30, oculaire compensateur 4. Dessin d'une partie de la cellule avec quelques ramifications nucléaires qui se réunissent ensemble. Sur ces ramifications repose un sac de volume très considérable, dans lequel on peut distinguer trois compartiments appartenant à des ramifications séparées. Le sac est largement ouvert et communique avec le cytoplasme. Dans l'intérieur du sac on voit un réseau peu apparent composé de filaments qui s'entrecroisent et s'unissent pour délimiter des mailles irrégulières; sur leur parcours et plus encore sur les points nodaux ils offrent des épaississements. Toutes ces formations filamenteuses prennent une coloration basique faible. Dans les mailles de ce réseau on rencontre des corps très nombreux de volume et de configuration variables qui montrent la coloration rouge, acide. A côté de ces corps on en voit aussi d'autres plus petits disséminés dans la partie la plus superficielle du sac, qui montrent une basophilie évidente.

Fig. 21. *Phalera bucephala* L. en état de nymphose. Fixation: liquide de Bouin; coloration: hématoxyline alunée et éosine. Grossissement: objectif apochromatique 4,0, 0,95, oculaire compensateur 4. On a dessiné une coupe transversale d'un segment de la cellule avec de nombreuses ramifications du noyau. Toutes ces ramifications ont la forme bien évidente de cupules de gland de chêne et présentent la structure granuleuse. Les grains chromatiques, fortement colorés en violet, remplissent la cavité nucléaire. Sur ces cupules de substance chromatique reposent des sacs nucléaires ouverts vers la surface cellulaire; ils montrent une structure nettement réticulaire. Dans chaque sac on voit un réseau plus ou moins distinct formé de filaments minces, entrecroisés de diverse façon; ces filaments se caractérisent surtout par leur coloration rouge, acide. A l'endroit, où les sacs ouverts communiquent avec le protoplasme cellulaire, les filaments en question se confondent sans limites précises avec ce dernier. Les sacs semblent ne faire qu'un corps avec les noyaux auxquels ils appartiennent. Le protoplasme de la cellule est finement granuleux, ce n'est que dans la partie superficielle de la cellule qu'il renferme de petites vacuoles claires assez nombreuses.

Fig. 22. *Phalera bucephala* L. Fixation: liquide de Bouin; coloration: hémalun et éosine. Grossissement: objectif apochromatique 4,0, 0,95, oculaire compensateur 6. Dessin d'une coupe transversale d'une partie de la cellule avec cinq ramifications nucléaires. Les noyaux montrent une structure distinctement granuleuse et se composent de grains chromatiques fortement colorés en violet. Le cytoplasme plus dense et finement granuleux dans la partie basale de la cellule, montre dans la partie superficielle de nombreuses vacuoles de forme et de dimension variables, qui semblent être remplies d'une substance amorphe, colorée légèrement avec le colorant basique. Le plus intéressant est la position de certaines vacuoles qui tantôt occupent une partie du noyau, tantôt lui sont seulement contiguës se pressant contre la membrane nucléaire.

Fig. 23. *Lymantria dispar* L. Fixation: liquide de Carnoy; coloration: hématoxyline alunée et éosine. Même grossissement que dans la figure précédente. Dessin

d'une coupe transversale de la cellule avec quelques ramifications du noyau. Le protoplasme possède une structure finement granuleuse, la partie superficielle de la cellule est seule parsemée de vacuoles peu nombreuses. La forme des ramifications nucléaires est assez bizarre; chaque noyau a l'air d'être coupé en deux moitiés et chaque moitié se présente comme une grande vacuole claire, remplie d'une masse amorphe légèrement teintée en rouge. Sur ces grandes vacuoles s'implantent d'autres beaucoup plus petites qui renferment très souvent des corps plus compacts de même coloration que les masses intravacuolaires. La structure des noyaux est granuleuse; ils sont composés d'un grand nombre de grains chromatiques fortement colorés, parmi lesquels on aperçoit de petits corpuscules colorés fortement en rouge, — les nucléoles.

Fig. 24. *Phalera bucephala* L. Fixation: liquide de Bouin; coloration: hématoxyline alunée et éosine. Grossissement: objectif apochromatique 4,0, 0,95, oculaire compensateur 8. Dessin d'une partie de la cellule avec quelques ramifications du noyau. Le cytoplasme dense, finement granuleux caractérise tout l'élément cellulaire. Le noyau de forme allongée est composé de nombreux grains chromatiques fortement colorés en violet. Sur la face du noyau dirigée vers la lumière du canal sécréteur on aperçoit un amas de nombreuses vacuoles dont les dimensions varient. Elles se pressent contre le noyau ainsi que les unes contre les autres et sont remplies, surtout celles qui avoisinent immédiatement le noyau, d'une substance amorphe colorée légèrement en rouge. Toutes ces vacuoles forment avec le noyau auquel elles appartiennent un corps unique, un territoire nucléaire, bien séparé du cytoplasme environnant.

Fig. 25. *Phalera bucephala* L. Même fixation; coloration: hémalun et éosine. Grossissement: immersion homogène 2.0, 1,30, oculaire compensateur 6. Dessin d'une partie de la cellule avec une ramification nucléaire. Dans le cytoplasme dense, finement granuleux, est situé le noyau de structure typique, qui est en relation étroite avec quelques vacuoles grandes, sphériques, qui se pressent les unes contre les autres, d'où leur forme polyëdrique. Le noyau semble donner naissance aux vacuoles; entre la vacuole avoisinant immédiatement le noyau et ce dernier on ne voit pas de limite précise, mais les grains chromatiques pénètrent librement dans l'intérieur de la vacuole. Les vacuoles renferment des corps volumineux colorés légèrement en rouge qui ne montrent aucune structure; un corps semblable de forme allongée est situé dans le noyau même sous la membrane nucléaire dans une sinuosité formée de substance chromatique. Le territoire nucléaire est bien délimité vis-à-vis du cytoplasme environnant.

Fig. 26. *Lymantria dispar* L. Fixation: liquide de Bouin; coloration: hématoxyline alunée et éosine. Grossissement: objectif apochromatique 4,0, 0,95, oculaire compensateur 4. Dessin d'une partie de la cellule avec une ramification nucléaire. Le protoplasme est finement granuleux dans toutes les parties de l'élément cellulaire, les régions seules qui se trouvent dans le prolongement du noyau sont parsemées de petites vacuoles très nombreuses. A cause de l'arrangement des vacuoles sur les ramifications nucléaires, la cellule entière est divisée en territoires appartenant à chaque noyau. Le noyau nettement granuleux renferme quelques vacuoles plus volumineuses remplies d'une substance amorphe colorée plus fortement en rouge; les autres situées dans le cytoplasme contiennent tantôt des grains compacts colorés légèrement en violet, tantôt semblent être tout à fait vides.

Fig. 27. *Lymantria dispar* L. Mêmes fixation et coloration; grossissement immersion homogène 2,0, 1,30, oculaire compensateur 4. Dessin d'une partie de la cellule avec la ramification du noyau. Le noyau possède une forme allongée; la partie basale est plus mince et montre une structure évidemment réticulaire, tandis que la

partie superficielle est plus grossière et se compose de très nombreux grains chromatiques fortement colorés. Le plus intéressant est la présence dans l'intérieur du noyau de nombreuses grandes vacuoles entourées de tous côtés par des grains chromatiques. Des vacuoles semblables tantôt très volumineuses tantôt plus petites se voient aussi dans le protoplasme cellulaire tout près du noyau. Quelques-unes de ces vacuoles semblent faire saillie hors du noyau dans le cytoplasme, et dans cet endroit la membrane du noyau n'est pas visible; les grains chromatiques s'insinuent librement parmi les vacuoles superficielles. Toutes les vacuoles renferment des corps compacts de volume variable qui montrent une coloration rouge, très forte.

Fig. 28. *Lymantria dispar L.* Même fixation; coloration: hématoxyline ferrique et vert-lumière. Grossissement: objectif apochromatique 4,0, 0,95, oculaire compensateur 4. Dessin d'un segment de la cellule avec quelques ramifications nucléaires. La partie basale du protoplasme montre une structure nettement granuleuse, tandis que la partie superficielle est occupée entièrement par des vacuoles très nombreuses qui se pressent les unes contre les autres ce qui détruit leur forme sphérique. Les noyaux présentent des formes très variables, émettent des prolongements de substance chromatique qui pénètrent librement parmi les vacuoles. La substance chromatique montre une structure clairement granuleuse. Quelques vacuoles sont placées dans le noyau même ou dans les sinuosités formées par la substance chromatique; ces vacuoles renferment une masse presque amorphe colorée plus fortement en vert. Les autres plus éloignées du noyau, présentent une forme, un volume et un contenu très variables. Quant au contenu qui remplit les vacuoles, les unes renferment une substance amorphe ou légèrement granuleuse colorée faiblement en vert, les autres des corps de volume variable et de coloration verte plus forte; dans certaines vacuoles ces corps sont vacuolisés et se présentent comme des anneaux. Plusieurs vacuoles contiennent encore des corps de diverse forme, compacts, vacuolisés ou composés de fines granulations colorées en noir.

Fig. 29. *Phalera bucephala* L. en état de nymphose. Fixation: liquide de Bouin; coloration: bleu d'eau et éosine. Grossissement: objectif apochromatique 4,0, 0,95, oculaire compensateur 6. Le noyau et la partie correspondante du cytoplasme ont été seuls dessinés. Un noyau ramifié se compose de trois segments dont chacun supporte un sac nucléaire ouvert; ces segments se fondent ensemble et communiquent avec le cytoplasme. La structure nucléaire est typique comme dans les autres éléments; les grains chromatiques sont colorés en bleu, parmi eux on trouve de petits corpuscules colorés fortement en rouge, ce sont des nucléoles. Dans les sacs on voit des masses plus ou moins amorphes, nuancées légèrement en bleu et puis de nombreux corps de forme sphérique et de coloration très variable. Les uns sont colorés en bleu foncé ou faible, les autres en violet plus ou moins fortement, les derniers enfin en rouge d'intensité variable. Quelques-uns des corps colorés en rouge possèdent à leur surface un mince liséré de substance colorée en bleu, donc basophile. Le protoplasme de la partie superficielle de la cellule qui communique directement avec le sac nucléaire, montre une structure vacuolaire.

Fig. 30. *Phalera bucephala* L. Fixation: liquide de Bouin; coloration: bleu d'eau et éosine. Grossissement: immersion homogène 2,0, 1,30, oculaire compensateur 6. Dessin d'une partie de la cellule avec une ramification nucléaire. Le noyau, de structure distinctement granuleuse, est entouré de protoplasme finement granuleux. Dans la partie superficielle de la cellule près de la lumière du canal sécréteur on voit de nombreux corps sphériques situés tantôt dans les vacuoles, tantôt librement dans le cyto-

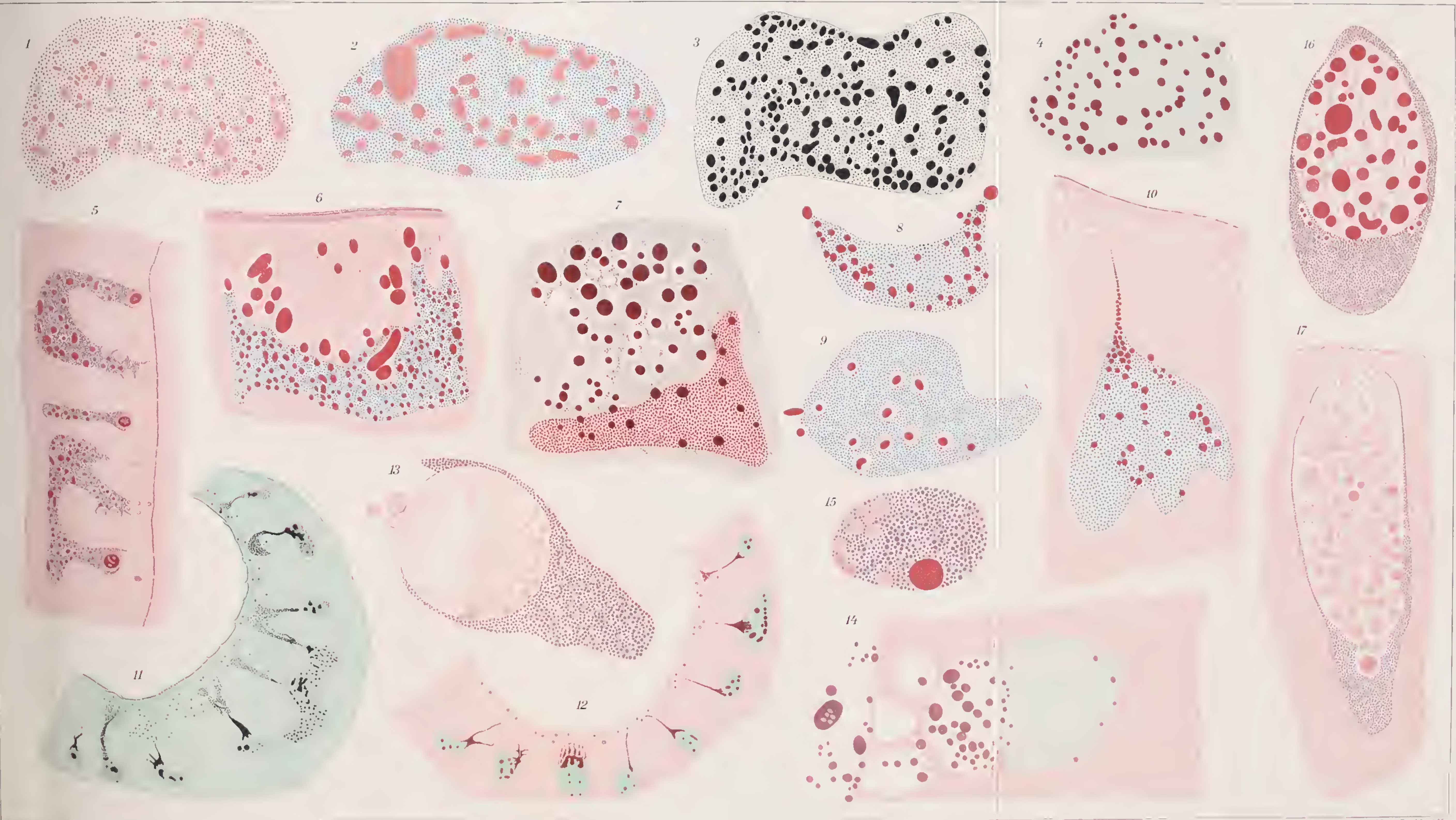
plasme; ils diffèrent les uns des autres non seulement par leur volume mais aussi par leur coloration. Tout près du noyau on rencontre quelques corps colorés fortement en bleu, plus loin des vacuoles remplies d'une masse amorphe légèrement bleue, dans laquelle se trouvent des grains ou corps plus volumineux colorés tantôt en bleu, tantôt en rouge vif. On aperçoit encore des grains plus petits colorés tantôt en bleu, tantôt en violet dans les vacuoles ou situés à même dans le cytoplasme.

Fig. 31. *Vanessa urticae* L. Fixation: liquide de Mann; coloration: hématoxyline alunée et éosine. La figure représente les diverses formes de grains de sécrétion qu'on rencontre dans le cytoplasme; ils sont placés presque toujours dans les vacuoles. Comme on le voit, tous ces corps sont composés de deux substances dont les relations réciproques sont très variables et dont l'une est toujours acidophile, l'autre basophile. La forme de ces grains de sécrétion se voit bien sur la figure.

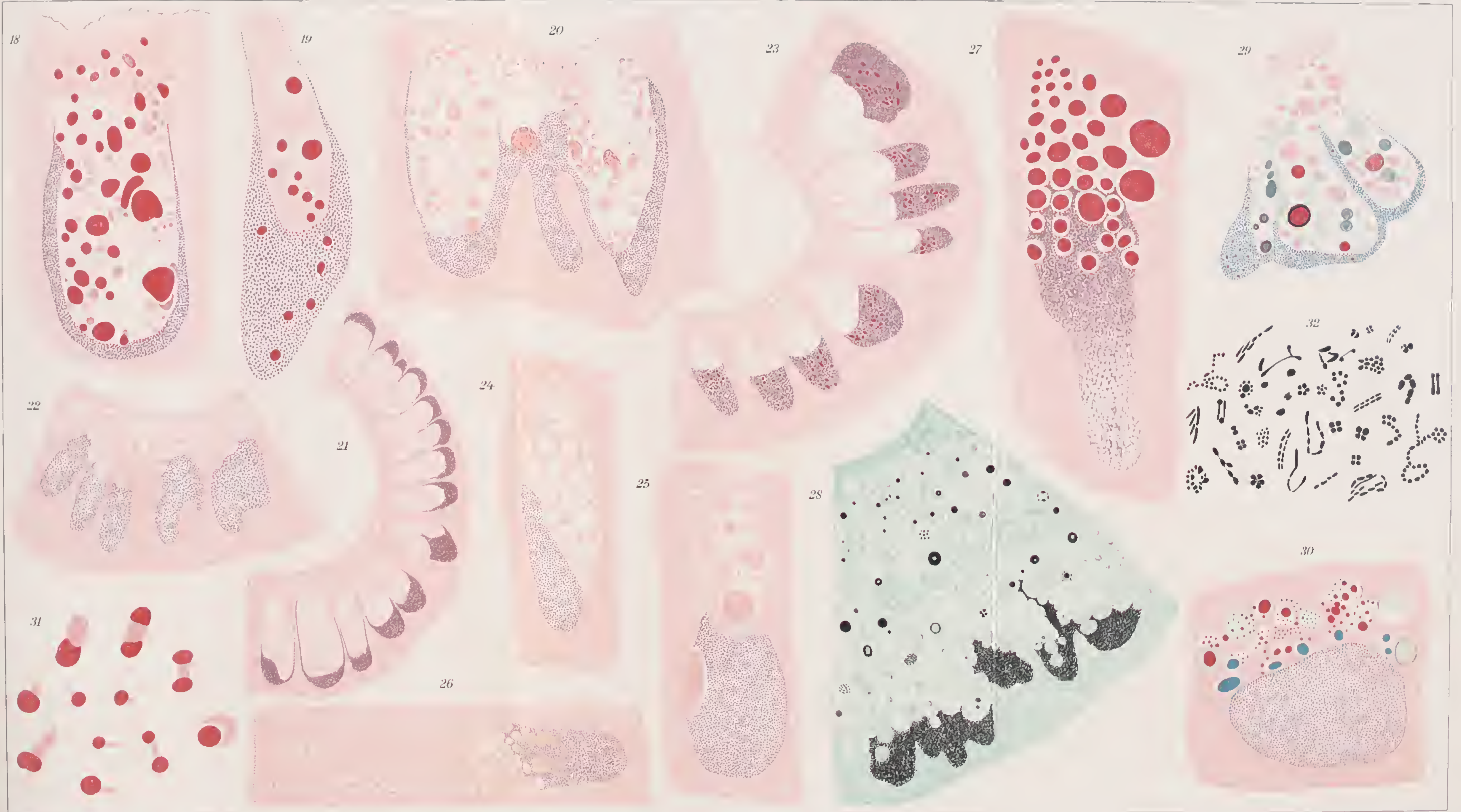
Fig. 32. *Lymantria dispar* L. Fixation: liquide de Bouin; coloration: hématoxyline ferrique. Grossissement: immersion homogène 2,0, 1,30, oculaire compensateur 12. La figure représente les diverses formes, sous lesquelles apparaissent les nucléoles dans les noyaux des cellules glandulaires. Nous y voyons des grains petits ou plus grands, séparés ou réunis ensemble pour former des tétrades, des hexades, des agglomérations, des chaînettes etc. Très souvent un corps plus volumineux est entouré de quelques autres plus petits. Outre la forme sphérique les nucléoles ont encore l'aspect de bâtons plus ou moins longs, séparés ou réunis, de virgules, de corps recourbés en fer à cheval et beaucoup d'autres aspects souvent très bizarres.

Laboratoire d'Histologie de l'Université de Cracovie.

Décembre, 1910.



Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Werner u. Winter Frankfurt a/M.


18
19
20
23
27
29
22
21
24
32
25
28
30
31
26

Ovogenese, Eireifung und Befruchtung von Fasciola hepatica L.

Von

Adolf Schellenberg.

(Aus dem Zoologischen Institut zu München.)

Mit 2 Textfiguren und Tafel XXIV—XXVI.

Die eigenartigen und interessanten Resultate, welche die bisher auf ihre Ovogenese untersuchten Trematoden lieferten sowie ein anscheinend günstig konserviertes Material, das mir zu Gebote stand, bestimmte mich, auf Veranlassung von Herrn Professor Dr. GOLDSCHMIDT, die Eientwicklung und Reifung bei *Fasciola hepatica* einer eingehenderen Bearbeitung zu unterwerfen.

Gern erfülle ich die angenehme Pflicht, an dieser Stelle Herrn Geh. Rat VON HERTWIG, in dessen Institut die Untersuchung ausgeführt wurde, sowie Herrn Professor GOLDSCHMIDT für das Interesse und die vielseitigen Unterstützungen, die sie meiner Arbeit angedeihen ließen, meinen verbindlichsten Dank anszusprechen.

Material.

Das Material wurde zu den verschiedensten Jahreszeiten im Schlachthause aus den noch lebendwarmen Schaflebern herauspräpariert und sofort an Ort und Stelle teils in toto, teils in Stücke zerschnitten, konserviert. Die zweckentsprechende Konservierungsflüssigkeit zu wählen, macht hierbei die größten Schwierigkeiten. Frühere Bearbeiter benutzten zum Fixieren Sublimatalkohol, zum Teil mit Essigsäurezusatz, doch sind meine mit dieser Flüssigkeit gemachten Erfahrungen nicht als besonders günstig anzusehen. Von den von mir angewandten Gemischen: 70%igem Alkohol, Pikrinessigsäure, Sublimat-Alkohol-Eisessig, SCHAUDINN, PERENYI, BOUIN, ZENKER, HERMANN, FLEMMING, CARNOYsche Flüssigkeit lieferte

für die Reifeteilungen nur die Carnoysche Mischung mit reichlichem Eisessigzusatz brauchbare Bilder, und auch hier war das Ergebnis ganz verschieden. Für die chromatischen Strukturen der frühen Reifungsprophasen der Ovocyte bewährte sich 70%iger Alkohol aufs beste, bei den Wachstumsstadien, besonders zum Vergleich, wurden außerdem die mit Bouin und Zenker konservierten Objekte herangezogen. Zur Kontrolle der Normalzahl der Chromosome widmete ich mein Augenmerk auch kurz den Furchungsteilungen. Zu diesem Zwecke wurden die Gallenblasen der Hämmel auf abgelegte Eier hin untersucht, diese dann gereinigt und etwa 20 Stunden in physiologischer Kochsalzlösung im Thermostaten bei 25° C gehalten. Dann wurde das Material in Hermannscher Lösung abgetötet und die stark geschwärzten Schnitte später vor dem Färben mit Wasserstoffsuperoxyd gut gebleicht.

Die Schnitte fertigte ich in einer Dicke von 10 μ an. Es hat dies den Vorteil, daß einesteils vollständige Serien trotz der hartschaligen Eier mit Sicherheit zu gewinnen sind, andernteils, daß die ausgewachsenen Ovocyten selten in mehr als zwei Teile zerlegt werden, so daß der Zusammenhang der chromatischen Strukturen leichter zu ermitteln ist.

Gefärbt wurde in der Hauptsache mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, zur Kontrolle aber auch zu andern Färbemethoden, so z. B. Alaunkarmin, von Doppelfärbungen: Hämatoxylin (Delafield)-Eosin und Pikroindigokarmin-Magenta gegriffen.

Literatur.

Nur kurz will ich hier zwei Arbeiten der letzten Jahre erwähnen, die sich speziell mit der Ovogenese von *Fasciola hepatica* befassen, die von Schubmann (05) und von Henneguy (06), da ich mich mit diesen beiden Untersuchungen eingehender im folgenden zu beschäftigen haben werde.

Im großen ganzen stimmen meine Ergebnisse und Anschauungen über die Ovogenese, da wo Differenzen zwischen den beiden Autoren bestehen, mit denen von Henneguy überein. Besonders Schubmann hatte seinen Abbildungen nach zu urteilen, sehr unter der Konservierungsschwierigkeit zu leiden, denn wenn auch Glaesner (10) in seiner Veröffentlichung über die Embryonalentwicklung von *Amphistomum subclavatum* schreibt, daß seine Eireifungsbilder, soweit sie vorliegen, denen Schubmanns zum Verwechseln ähnlich sehen, so glaube ich doch die Chromatinstrukturen der Reifungsteilungen, wie sie Schubmann gibt, unbedenklich als Produkte ungünstiger Konservierung charakterisieren

zu dürfen. Mit den leichter zu konservierenden Wachstumsstadien beschäftigt sich SCHUBMANN nur ganz kurz. Die HENNEGUYschen Ovocytenbilder zeigen eine wesentlich besser erhaltene Struktur, doch weisen die aufgefundenen Stadien solche Lücken im Entwicklungscyklus auf, daß es auch ihm, wie er selbst bemerkt, nicht gelang, ein einigermaßen vollständiges Bild von der Ovogenese dieses Trematoden zu geben.

Über den Bau der Geschlechtsorgane von *Fasciola hepatica* geben außer der HENNEGUYschen Arbeit vor allem die Untersuchungen von BRAUN (79—93), SOMMER (80) und LEUCKART (79—01) Aufschluß, auf sie möchte ich daher verweisen.

Ovogonien.

Bau, Teilung und Ernährung.

Die Ovarialwand wird gegen das Körperparenchym durch eine helle Tunica propria abgegrenzt. Diese ist auf der Innenseite mit Ovogonien und jungen Ovocyten austapeziert, deren Zellgrenzen nur schwer festzustellen sind. Die relativ großen Kerne der Urkeimzellen sind rund oder ellipsoid, aber niemals gelappt. Sie weisen ein achromatisches Gerüst auf, in das Chromatinkörnchen dicht eingestreut sind, außerdem ein oder mehrere chromatische Nucleolen (Fig. 1). Vor der Teilung ordnet sich das Chromatin zu dicken, kompakten Schleifen an, die der Kernwand eng anliegen. Später stellen sich die Chromatinschleifen in die Äquatorialplatte ein (Fig. 2 u. 3) und werden hier getrennt. Fig. 3 zeigt eine Anaphase der Ovogonienteilung. Die stark verkürzten Chromosome sind auseinandergewichen, ihre Gesamtzahl ist in diesem Stadium feststellbar, sie beträgt 24, die Normalzahl für *Fasciola hepatica* ist also 12. Die Richtigkeit dieser Zahl wird auch durch alle weiteren Stadien bestätigt. Die Teilungsspindel ist höchst einfach konstruiert: wenige starke Spindelfasern, einfache punktförmige Centriolen mit schwacher Strahlung. Bei der Durchschnürung der Mutterzelle liegt das gesamte Chromatin zu einem Klumpen geballt in den Tochterkernen. Der Übergang von der Anaphase zum neugebildeten Ovogonien- oder Ovocytenkern muß sehr rasch vor sich gehen, denn während die Pro- und Metaphase sich häufig in den Präparaten findet, traf ich das auf Fig. 4 abgebildete Stadium in den vielen Hunderten von Schnitten, die ich durchmusterte, nur ein einziges Mal an.

Sonderbarerweise konnte HENNEGUY die nicht gerade seltenen Mitosen der Ovogonien nicht auffinden, was mich zu der Vermutung bringt, daß möglicherweise eine gewisse Periodizität in der Entwicklung der Keimzellen herrscht.

Da keine scharf gesonderte Keimzone im Ovar vorhanden ist, so läßt sich nicht bestimmen, wie viele Teilungen die Ovogonien durchlaufen, bevor sie sich zu jungen Ovocyten umwandeln. Außer bei einem seiner Größe nach noch jungen Exemplar fand ich die Ovarialsäcke der Tiere stets vollständig von Ovocyten in verschiedenen Altersstadien angefüllt. Braun (79—93) schreibt zwar: »Wie es scheint, werden schließlich alle Elemente des Keimlagers aufgebraucht, so daß man solches bei älteren Individuen nicht immer findet,« mir sind jedoch solche Greise nie vorgekommen.

Ihre Nahrung beziehen die Ovogonien und jungen Ovocyten wohl größtenteils durch die Ovarialwand, mit der sie durch einen stielartigen Ausläufer ihres Zellleibs in Verbindung stehen. Schubmann beschreibt zwar und gibt auch Bilder davon, daß ein Teil der Eizellen degeneriert, zerfällt und ihre Zerfallsprodukte im Protoplasma der normalen Eizellen gefunden werden, also wohl zur Ernährung dienen, doch konnte ich in Übereinstimmung mit Henneguy diesen Vorgang nie beobachten. Degenerierte Eier finden sich in jedem Ovar in größerer oder geringerer Anzahl, aber im normalen Zustand niemals so häufig, daß sie als Nährmaterial für die Eizellen wesentlich in Betracht kommen könnten. Ich muß vielmehr annehmen, daß die Eizellen durch Säfte, die durch die Ovarialwand diffundieren, ernährt werden und werde hierin durch Bilder bestärkt, bei denen die Ovocyten, besonders aber die Furchen, die an den Berührungsflächen der Zellen untereinander entstehen, dick von Secret überzogen sind, das sich mit Eisenhämatoxylin dunkel färbt.

Dingler (10) beschreibt dann noch als vermutliche Nährkörper aus dem Hoden von *Dicrocoelium lanceatum* kleine, sich mit Eisenhämatoxylin tingierende Körner, die sich besonders an der Hodenwand finden sollen. Dieselben Gebilde zeigt auch *Fasciola hepatica* vor allem im Hoden, aber auch im Ovar, bei einem Exemplar sogar im ganzen Körperparenchym. Bei dem betreffenden Tier ist besonders das Ovar mit diesen Körnern vollgestopft, auch liegen starke Anhäufungen davon der Ovarialwand außen an, ja durchsetzen sie sogar, so daß ein kontinuierlicher Strom des Secrets, denn um ein solches handelt es sich hier wohl, aus dem Körpergewebe in das Ovarium übergeht. Mit dem Aussehen, das uns die älteren Ovocyten dieses Tieres zeigen, deckt sich nun sehr gut die Annahme, daß wir es hier mit einem Nährsecret zu tun haben. Während nämlich sonst die Ovocyten im unteren Abschnitt des Ovars und auch im Oviduct sich noch in der Ruhephase befinden, d. h. ihre Kerne nur ein schwach tingierbares Chromatinnetz aufweisen, sind hier bereits in den Ovocyten des distalen Ovarialabschnitts die zwölf Doppelfäden der

ersten Prophase ausgebildet, wie man sie sonst nur in beschalten Eiern findet. Ich bin daher nach diesen Befunden der Ansicht, daß die Keimzellen des Ovars durch von außen geliefertes Secret ernährt werden und nicht ihre Existenz auf den Zerfallsprodukten ihrer Schwesterzellen aufbauen.

Die einzigen Einschlüsse, die im Protoplasma aller Ovogonien und Ovocyten des Ovars liegen, sind feine, das Eisenhämatoxylin etwas annehmende Fäden, die das gesamte Plasma durchsetzen, aber in den ruhenden Ovocyten am stärksten ausgebildet erscheinen.

Ovocyten.

Wir verließen die Ovogonien nach erfolgter Teilung. Das nächste zu beobachtende Stadium ist ein feines Spirem, das an einem Pole des Kernes etwas fester zusammengezogen ist (Fig. 5 u. 6). Am besten geben diese frühe Phase der Synapsis die mit »Zenker« konservierten Präparate wieder. Sie zeigen ein achromatisches Fadenwerk, das mit verschieden großen Chromatinkörnchen besetzt ist, und außerdem dickere Chromatinklumpen. Die Figur ist wohl so zu erklären, daß die kompakte, chromatische Tochterplatte des aus der letzten Ovogonienteilung hervorgegangenen Kernes in einzelne Chromatinkörper zerfällt, diese sich allmählich auflösen, das Chromatin auf das achromatische Gerüst überströmt, worauf die fingerförmigen Fortsätze an den Chromatinbrocken hindeuten, und sich dort verteilt. Der Nucleolus bleibt dann schließlich als einziger scharf umschriebener Körper im Zellkern übrig. Ob auf diesem Stadium schon eine doppelte Seriierung der Fäden oder Chromiolen vor sich geht, läßt sich nicht ersehen. Zum Studium der älteren synaptischen Stadien benutzen wir besser mit 70%igem Alkohol konservierte Präparate (Fig. 7 u. 8). Hier tritt uns zum erstenmal die Duplizität des Chromatinfadens entgegen, in Nr. 7 an der weit herausragenden Schleife erst leicht angedeutet, in Nr. 8 bereits deutlich ausgebildet. Die starke Zusammenziehung des Knäuels, die diese Bilder aufweisen, ist zweifellos ein Konservierungsartefakt, denn bei andern Reagenzien zeigt sich diese extreme Kontraktion nicht.

Aber gerade durch diese künstliche Kontraktion werden die Bilder in bezug auf das hier besonders interessierende Moment prägnant, sie stellen die Duplizität des Spirems deutlich dar. Freilich so, daß es sowohl im Sinne der Anhänger wie der Gegner der Parallelkonjugation gedeutet werden kann. Fig. 8 spräche unbedingt mehr dafür, daß hier zwei Fäden umeinandergewunden wären, anderenteils weist die Fig. 7 mehr auf eine Lossprengung durch die starke künstliche Kontraktion hin, auch läßt das

Aussehen des Spirems, das nirgends ein Ende zeigt, mit mehr Wahrscheinlichkeit auf einen kontinuierlichen Faden schließen, in welchem Fall eine parallele Anordnung schwer vorstellbar wäre. Die mit andern Konservierungsflüssigkeiten behandelten Objekte lassen in dieser Phase den Längsspalt noch vermissen. Ich fühle mich daher nicht berechtigt, allein auf Grund dieser von mir beobachteten Bilder eine Stellung zur Frage der Chromosomenkonjugation während des Knäuelstadiums zu nehmen.

In der Folge lockert sich dann der Knäuel allmählich auf (Fig. 9 u. 10): der Faden wird breiter, der Längsspalt deutlicher, eine Schleife nach der andern orientiert sich mit ihrer Biegung nach dem chromatinfreien Pol des Kernes, und wir kommen so zum pachytänen Bukettstadium. Hier zeigt sich der Längsspalt am ausgeprägtesten, die Schleifen lassen eine biseriale Anordnung der Chromiolen erkennen und weisen oft, besonders die längste, an ihrer Krümmungsstelle eine chromatinfreie Brücke auf: der Querspalt der Tetrade Goldschmidts und Popoffs.

Die Zahl der Schleifen zu Anfang des Bukettstadiums ließ sich nicht mit Bestimmtheit ermitteln, bei den meisten schien sie mir 7—9 zu betragen. 6 konnte ich einwandfrei nicht zählen. Sicher scheint mir, daß in einer bestimmten Phase die Zahl reduziert ist, also 6 Chromosome betragen muß. Die zum Teil verschieden langen Schleifen (Fig. 11 u. 12) spalten sich anscheinend sehr bald, nachdem sie sich aus dem Knäuel losgelöst haben, der Quere nach (Fig. 13) und stellen sich wiederum mit ihren freien Enden auf den synaptischen Kernpol ein, an dem auch der Nucleolus liegt. Wir erhalten so die Fig. 14 mit nahezu kompakten Fäden, deren Zahl hier etwa 12 beträgt und deren Enden dem Nucleolus zustreben. Nun suchen die Schleifen wieder frei zu werden, ihre Kontur wird unschärfer, sie zeigen seitlich kurze, fädige Ausläufer, verteilen sich allmählich im Kern, verblassen immer mehr und gehen schließlich in das Chromatinreticulum der Wachstumsovocyte über. Die Kerngröße der Ovocyte ist während der eben beschriebenen Phase von etwa 8 auf 11 μ Durchmesser hinaufgegangen.

Viele Anhänger der Parallelkonjugation, an ihrer Spitze das Ehepaar Schreiner, lassen die Synapsis ganz ausfallen und sich sofort aus dem leptotänen Kern ein dünnfädiges Bukettstadium mit Schleifen in der Normalzahl ausbilden, hierauf folgt dann durch Parallelkonjugation eine Figur mit dicken Fäden in der reduzierten Zahl. Für die Spermatocyten von *Dicrocoelium lanceatum* hat sich auch Dingler (10) dieser Anschauung angeschlossen, während Goldschmidt (08) für die Ovocyten die endweise Konjugation vertritt.

Für mein Objekt darf ich die Synapsis bestimmt behaupten, denn auch die bestkonservierten Präparate zeigen die charakteristische Kontraktion, ebenso tritt kein dünnfädiges Bukettstadium auf, die Schleifen besitzen von ihrer vollendeten Aufrollung ab bis zu ihrem Erblassen ungefähr dieselbe Stärke. Das Zahlenverhältnis ließ sich, wie schon erwähnt, nicht ganz einwandfrei und präzis festlegen. Am Ende des Bukettstadiums tauchen ungefähr zwölf Schleifen, also die Normalzahl auf, während vorher eine geringere Anzahl Schleifen im Kern vorhanden war. Ein Auseinanderweichen von Längshälften war während dieser Phase niemals zu beobachten, wohl aber häufig die den Querspalt markierende achromatische Brücke und eine Querteilung der Fäden. Nach diesen Befunden scheint mir daher eine endweise Konjugation der Chromosome in der Synapsis das Wahrscheinlichste. Merkwürdig bleibt nur, daß am Ende dieser Periode die Normalzahl wieder hergestellt wird (Fig. 14), nachdem vorher durch Konjugation der Chromosome die reduzierte Zahl vorlag. Es treten hier also genau die umgekehrten Zahlenverhältnisse wie bei den Schreinerschen Okjekten auf; erst Zahlenreduktion, dann wieder Normalzahl. Wir werden aber sehen, daß dies mit den späteren Bildern gut übereinstimmt.

Die Wachstumsphase.

Tritt die Ovocyte in die Wachstumsphase ein, so sind die Chromosomenfäden dünn geworden, bleiben aber stets noch gut mit Eisenhämatoxylin nachweisbar. In der Hauptmenge sind sie unregelmäßig durch den Kern verstreut, einzelne konvergieren aber immer noch nach dem Nucleolus und zeigen häufig eine paarweise Anordnung, was darauf schließen läßt, daß hier die beiden Längshälften des diplotänen Fadens sich gelockert haben und auseinander zu weichen beginnen. In älteren Ovocyten hört dann auch diese paarige Gruppierung auf, und der Kern wird in seiner ganzen Ausdehnung von einem feinen chromatischen Netzwerk durchzogen, das seinen Ursprung aus einzelnen Chromosomen nicht mehr erkennen läßt.

Hand in Hand mit dieser Verminderung der färbbaren Substanz des Kernes, geht ein bedeutendes Anwachsen des Nucleolus und das Auftreten von dunklen Kugeln im Cytoplasma.

Der Nucleolus, der in der Synapsis wieder auftauchte und seitdem stets sichtbar blieb, zeigt in der Wachstumsphase der Ovocyte eine stark chromatische Schale und eine hellere, häufig vacuolisierte, centrale Partie. Meist, besonders bei den jüngeren Stadien, liegt er der Kernmembran dicht an oder tritt durch einen oder mehrere pseudopodienartige Fort-

sätze mit der Kernmembran und somit wohl auch mit dem Cytoplasma in Verbindung (Fig. 17). Wenigstens möchte ich die gleichzeitig erscheinenden »Dotterkugeln« auf die Wechselwirkung und den Stoffaustausch zwischen Kern und Plasma zurückführen, wenn ich auch das Austreten von Chromidien aus dem Kern niemals beobachtet habe. weder zu der Zeit als das Chromatin in den verschiedensten Formationen markant im Kern hervortrat, während welcher Phase bei andern Objekten ja vielfach eine Chromatinausstoßung konstatiert wurde, noch später bei den Wachstumsovocyten. Trotzdem scheint mir der Zusammenhang zwischen Kerntätigkeit und Dotterbildung durch die Verkettung der Erscheinungsform sehr wahrscheinlich. Im übrigen ist in den Ovocyten von *Fasciola hepatica* das Plasmawachstum und die Dotterbildung so minimal, daß es begreiflich erscheint, daß hier die morphologischen Begleiterscheinungen weniger deutlich auftreten.

Schubmann bildet Ovocyten mit reichlichen, färbbaren Protoplasmaeinschlüssen ab. Er hält diese Einschlüsse für die Zerfallsprodukte degenerierter Eizellen, die von den normalen Ovocyten als Nahrung aufgenommen wurden, ein Vorgang, für den meine Bilder keine Grundlage bieten.

Henneguy spricht außer von »granulations, colorées en noir par l'hématoxyline ferrique, distribuées irregulièrement dans le cytoplasma et de taille inégale« noch von »bâtonnets flexueux«, die aus den im Cytoplasma liegenden Fibrillen hervorgehen sollen. Diese Trennung und Herausdifferenzierung bestimmter Fäden weisen meine Objekte nicht auf, dagegen die reiferen Ovocyten wohl häufig einen »espace clair ayant l'apparence d'une grande vacuole „wenn auch der Zusatz“ dans laquelle les filaments les plus colorables se sont réunis en formant une sorte de peloton« bei mir nicht zutrifft, denn bei meinen Figuren handelt es sich offenbar um schon stark fettig umgebildete Klumpen, die durch die Fixierungsreagenzien vollständig oder teilweise gelöst wurden und daher eine Vacuole im Plasma vortäuschen.

Die hier besprochenen »Dotterkugeln«, wie ich sie kurzweg ohne Präjudiz für ihre Synthese bezeichnet habe, erhalten sich bis zur Bildung des beschalten Eies. Dann, nachdem der Samenfaden eingedrungen ist, verschwinden auch sie.

Was die äußere Form der ausgewachsenen Ovocyten anbelangt, so besitzen sie im Gegensatz zu den jungen, die durch ihren Befestigungsstiel eine gestreckte birnförmige Gestalt erhalten, eine polyedrische Figur, hervorgerufen durch die gegenseitigen Berührungsflächen. Der etwa central gelegene Kern paßt sich ungefähr der Zellform an und hat demgemäß ein mehr oder weniger irreguläres Aussehen.

Bis zu diesem Stadium entwickeln sich auch die häufig in den Hodenfollikeln eingesprengten Eier: ein Kern mit Nucleolus und schwach ausgeprägtem, chromatischem Fadenwerk, das Cytoplasma mit einigen dunkel gefärbten Einschlüssen.

Die Reifeteilungen.

a) Prophase der I. Reifeteilung.

Die ausgewachsene Ovocyte wandert nun aus dem Ovar in den dünnen Anfangsteil des Uterus, hier kommt sie mit Samenfäden, Dotterzellen und Schalensubstanz zusammen, aus denen gemeinsam dann das beschalte Ei zusammengesetzt wird.

Über die Schalenbildung und die Bewertung der Dotterzellen hat sich erst Goldschmidt (09) vor kurzem genauer ausgesprochen, ich kann also diesen Teil übergehen.

Das Eindringen, beziehungsweise die Anheftung des Spermatozoons, erfolgt noch im freien Zustand der Eizelle, nicht erst nach Fertigstellung der Schale, wie von andrer Seite behauptet wurde.

Die Jugendperiode der Prophase werde ich nun nicht nach den Ovocyten in eben frisch gebildeten Schaleiern schildern, wie es ja eigentlich sein sollte, sondern nach dem schon erwähnten Präparat, bei dem die Eizellen, vermutlich durch abnorm reichliche Ernährung, schon im distalen Abschnitte des Ovars ihre Reifungsphase beginnen. Dieses Objekt, das durchaus normal in seiner Entwicklungsfolge des Chromatins erscheint, bietet zwei Vorteile: erstens liegen die Eier frei im Ovar und sind deshalb gut sichtbar, und zweitens sind sie aus demselben Grunde bei weitem besser fixiert als irgend eines der gleichen beschalten Stadien. In der Beschreibung werde ich diese Entwicklungszustände jedoch an ihren normalen Ort, d. h. in das beschalte Ei verlegen, betone aber nochmals, daß die frühen Prophasen in den beschalten Eiern genau dieselben Bilder liefern, nur bedeutend schlechter erhalten sind.

Verläßt also die jetzt kugelrunde Ovocyte den Oviduct, um sich mit den sogenannten Dotterzellen zum zusammengesetzten, beschalten Ei zu vereinigen, so ist das chromatische Netzwerk ihres Kernes kaum sichtbar, bald jedoch beginnen die einzelnen Chromatinfäden sich schärfer auszuprägen und sich paarweise zusammenzulegen. Die erst nur äußerst dünn auf ihrer achromatischen Grundlage ausgestreuten Chromiolen (Fig. 18) nehmen an Volumen bedeutend zu und überdecken schließlich die Gerüstsubstanz vollständig. Es entstehen kompakte Fäden mit leichten Auszackungen am Rande. Die Anordnung der Fäden erscheint

zunächst noch wirr (Fig. 19), bald jedoch gruppieren sich die zusammengehörigen Hälften der Länge nach annähernd parallel nebeneinander, winden sich auch häufig ein oder mehrere Male umeinander und bilden schließlich zwölf Paar Doppelchromosome, die regellos im Kern zerstreut sind, oft sich jedoch nahe der Peripherie einstellen (Fig. 20—21). Meist sind die Fädenpaare an ihren beiden Enden frei, und wir können sie dann, wenn wir die Richtigkeit der Chromosomen-Individualitätshypothese anerkennen, unschwer als die Spalthälften der zwölf Chromatinsegmente des Pachytänstadiums (Fig. 14) wiedererkennen, die sich zeitweise weiter voneinander entfernt hatten. Manchmal sind die Chromosomenhälften auch an beiden oder nur an einem Ende verklebt.

Das Chromatin der mehr oder weniger verschlungenen Fädenpaare konzentriert sich nun energischer, und es resultieren schließlich zwölf Chromosome, wie sie Fig. 22, 23 und 24 zur Darstellung bringen: gekreuzte Stäbe, Schleifen, Ringe, Achter, V-förmige Gebilde usw., die sich alle unschwer von den vorher aufgetretenen doppelfädigen Chromosomen ableiten lassen. Ein wesentlicher Formunterschied besteht nur in der starken Spreizung der Schenkel der Chromosome. Sie erwecken den Eindruck, als ob sie durch irgendwelche Kräfte auseinander gedrängt würden (s. v. a. Fig. 23b), ein Punkt, der uns später noch beschäftigen wird.

Der Kern ist mit einem klaren Enchylem ausgefüllt; der Nucleolus noch scharf konturiert und schwarz gefärbt.

Nachdem die Chromosome ihre stärkste Kontraktion erreicht haben, nähern sich ihre Schenkelpaare wieder. Die Chromosome werden metabolisch und zeigen einen Hang zum Verkleben, die Folge davon ist, daß sie zu einem oder mehreren Klumpen zusammenbacken. Selten stößt man während dieses Vorgangs auf die Zahl 6, wie in Fig. 26 gezeichnet, ein Stadium, das einer Pseudoreduktion entspricht. Im allgemeinen schwankt die Zahl der Chromatinballen zwischen 1 und etwa 9, je nachdem die Verschmelzung, beziehungsweise Verklumpung, weiter vorgeschritten ist.

Wenn die hier entworfenen Bilder (Fig. 25 u. 26) auch ganz irregulär erscheinen, so ist ihre Deutung doch wohl klar und sicher zu geben. Nach Aufhören der Spannung werden die Chromosome flüssiger und weicher und suchen zur paarweisen Vereinigung zu schreiten, was ihnen z. B. in dem in Fig. 26 abgebildeten Fall auch geglückt ist. Häufig treffen sich aber Chromosome nach oder auch vor ihrer Vereinigung mit andern Paaren und verkleben dann dank ihrer Neigung zur Agglutination oberflächlich mit einander; so kommen die unterschiedlichen Zahlen zustande.

Nur ein einziges chromatisches Gebilde (Fig. 25 *T*) gab eine Andeutung von dem normalen Bau der reduzierten Prophasenchromosome, es zeigt uns eine Tetrade: zwei end to end konjugierte längsgespaltene Stäbchen. Die in Fig. 26 dargestellten Chromosomenpaare lassen von ihrem Aufbau kaum mehr etwas erkennen, einzelne zeigen noch ihre Doppelwertigkeit, bei andern ist auch diese Differenzierung geschwunden, sie sind zu undifferenzierten Kugeln oder Klumpen geworden.

In der Folge löst sich die Kernmembran auf, der Nucleolus verblaßt und ist schließlich nicht mehr nachzuweisen, die Chromatinmasse tritt in das Plasma über, und aus ihr bilden sich die sechs Reifungschromosome.

Während Henneguy über die Prophasenchromosomen gar keine Angaben macht, finde ich hierüber bei Schubmann folgende Auffassung durch Abbildungen gestützt: »Wir sehen im Keimbläschen dunkle chromatophile Körnchen auftreten, die einzeln oder zu zweien oder zu mehreren von einem schwach färbbaren Hofe umgeben sind. Auch im Nucleolus sind noch einige solcher Chromatinkörnchen vorhanden, wie mir scheinen will, im Begriff den Nucleolus zu verlassen. Es stammen also die Chromatinkörnchen mit den umgebenden Plastinhöfen möglicherweise aus dem Nucleolus.« »Die Zahl der aus dem Nucleolus ausgetretenen, mit Hof versehenen Chromatinkörnchen, aus denen die Chromosome entstehen, fand ich verschieden. Meist habe ich 8 oder 16 zählen können, doch fand ich auch 9, 14 usw. Mit dem Wachsen der Chromatinkörnchen zu den Chromosomen der ersten Richtungsspindel verschwinden die Höfe.« Die hier gemachten Angaben und die zugehörigen Abbildungen laufen meinen Resultaten so vollständig entgegen, daß ich sie auf den ersten Blick schwer in Einklang bringen konnte. Die Zahlenverschiedenheiten betont zwar auch Schubmann, hierin stimmen wir überein. Die Plastinhöfe erhält man eventuell durch starkes Überdifferenzieren, sie bereiten also keine großen Schwierigkeiten, wenigstens erwecken Schubmanns Abbildungen ganz den Eindruck des Artefakts. Man vergleiche z. B. die Farbintensität der Centrosome und Chromosome in Fig. 21 und die auf einem ähnlichen Stadium befindlichen Gebilde in Fig. 24. Für das Anwachsen der Chromatinkörnchen zu den Richtungschromosomen, bilden seine Bilder keine Unterlage, denn was Schubmann als Richtungschromosome abbildet, sind vollständig verklumpte, formlose Chromatinmassen. Bleibt nur noch die Form und Entstehung der Chromatinkörner. Möglich, daß Schubmann in der Lage war, die Chromosome noch nach stärkerer Konzentration isoliert zu halten, möglich aber auch, daß die zu Körnern konzentrierten Chromosome Schrumpfungsprodukte dar-

stellen. Seine späteren Bilder lassen diese Annahme durchaus berechtigt erscheinen. Daß die Chromosome nicht in Körnerform aus dem Nucleolus austreten, sondern sich aus ihren Anlagen im ruhenden Kern entwickeln, glaube ich durch meine Abbildungen gezeigt zu haben. Selbstredend will ich dadurch nicht in Abrede stellen, daß ein Teil des Chromatins mittel- oder unmittelbar vom Nucleolus geliefert wird.

b) Die achromatischen Figuren.

Bevor ich in der Schilderung der Reifungschromosome fortfahre, muß ich mich erst noch kurz mit dem Auftreten des Centrosoms und der Strahlungen beschäftigen, da sie von wesentlicher Bedeutung für die folgenden Reifungsphasen sind.

Gleich Henneguy konnte ich das erste Erscheinen des Centrosoms bei Ovocyten nachweisen, die soeben im Begriff stehen, das Ovar zu verlassen und in den Oviduct überzutreten (Fig. 27). Das Centriol hat, da wo es deutlich erkennbar ist, stets die Form eines Diplosoms. Es liegt in der Nähe des leicht eingebuchteten Kernes, und ist von einer schwachen Strahlung umgeben. Nach dem Eindringen des Spermatozoons teilt es sich, wenigstens erscheinen nahe beieinander zwei Centrosome, die sich allmählich von einander entfernen (Fig. 28), indem sie um die Kernblase, ihr immer dicht anliegend, herumwandern und schließlich zu zwei einander gegenüberstehenden Polen gelangen, zwischen denen das Keimbläschen, von den Strahlungen der beiden Sphären umfaßt, vollständig intakt liegt (Fig. 29). Die Chromosomenausbildung ist während dieser Zeit bis in das Stadium, wie es Fig. 22—24 zeigen, fortgeschritten, d. h. die Phase der größten Chromosomenspreitzung fällt ungefähr mit dem Zeitpunkt des größten Centrosomenabstandes zusammen. Letzterer kann noch bestehen, wenn schon die Chromosome anfangen sich zusammenzuballen (Fig. 26) und miteinander zu verkleben, doch finden wir bei den Ovocyten mit reduzierter Chromosomenzahl die Centrosome meist stärker genähert. Diese Annäherung nimmt zu mit fortschreitender Verklumpung der Chromosome (Fig. 30—32). Ist gar der Moment gekommen, in dem die Kernmembran sich auflöst und die Chromosome ins Protoplasma übertreten, so liegen die Centrosome ganz nahe, meist unter einem bestimmten Winkel, beieinander (Fig. 32).

Es ist klar, daß eine Konstellation, wie sie Fig. 32 darstellt, zu einer einpoligen Strahlungsfigur führen muß, und in der Tat finden wir denn auch bei dem ersten Auftreten wohlausgebildeter Reifungschromosome einpolige Strahlungsfiguren vor, sei es, daß wirklich nur ein Diplosom vorhanden ist (Fig. 35,) sei es, daß die beiden Diplosome so nahe bei-

einander liegen, daß sie das Centrum für nur eine Strahlung abgeben (Fig. 33 u. 34).

Offenbar hat Schubmann ein derartig einpoliges Stadium in seiner Fig. 22 eventuell auch Fig. 21 festgehalten. Da er nur ein Diplosom fand, glaubte er eine verspätete Centrosomenteilung annehmen zu müssen, denn daß die Auflösung der Kernblase, das Verschwinden des Nucleolus, die Struktur der Chromosome nach den vorhergehenden Bildern einen Amphiaster erheischten, merkte Schubmann wohl, mußte sich aber zu seiner Erklärung entschließen, da ihm die Centrosomenbewegung entgangen war.

Er selbst sagt über diese Stadien: »Die Auflösung der Membran des Kernes erfolgt nicht immer zu einer gleichen bestimmten Zeit. Während wir in Fig. 23, 24 das Keimbläschen noch erhalten sehen, trotzdem das Centrosom sich schon geteilt und seine Tochtercentrosome schon die Pollage der künftigen ersten Richtungsspindel eingenommen haben, finden wir in Fig. 21 die Kernmembran bereits aufgelöst, zu einer Zeit, in der sich das Centrosom noch nicht geteilt hat. Das Auffallende dabei ist, daß im ersten Falle (Fig. 23 u. 24) weder Centrosome noch Chromosome ihre definitive Größe erreicht haben, während in den Fällen, wo die Kernmembran schon früh geschwunden ist, Centrosome und Chromosome ihre endgültige Größe bereits erlangten.« Schubmann kam also zur Beobachtung von Bildern, die sich, was die Strahlungsphänomene anlangt, vollständig mit meinen decken, nur daß er ihnen eine andre Deutung gab, da er ihre Entstehung nicht verfolgen konnte.

Doch schon das Wachstum des Centrosoms der Fig. 21 und 22, das es äußerlich ganz auf die gleiche Stufe stellt wie die abgebildeten Centrosome der späteren Perioden (Fig. 25—28), hätte Schubmann auf die Vermutung bringen müssen, daß hier in der Centrosomenentwicklung nicht eine Parallele zu Fig. 18—20 vorliegt, bei der nur die Chromosomenentwicklung fortgeschritten ist, das Centrosom aber in seinem ungeteilten Zustand verharrte, wie er annimmt, sondern um ein besonderes Centrosomenstadium. Die Schubmannschen Bilder Nr. 21 und 22 gehören also nach meiner Deutung zwischen Fig. 24 und 25. Welche Phase Fig. 28 und 29 darstellen, läßt sich nicht sagen, da nicht ersichtlich, ob es sich um angeschnittene oder intakte Eizellen handelt.

Henneguy erwähnt außer dem Vorhandensein des Centrosoms in den ausgewachsenen Ovarialeiern über diese Periode weiter nichts, als daß er nur ein einziges Mal eine Eizelle mit intakter Kernbalse und Spermatozoon gefunden habe, welche zwei Centrosome, jedes von einer Strahlung umgeben, aufwies.

I. Reifeteilung.

Der Erläuterung meiner Resultate möchte ich der Einfachheit halber die Daten von HENNEGUY und SCHUBMANN, die sich auf die Chromatinbildungen der Reifeteilungen beziehen, vorausschicken, um so zu zeigen, daß wir in keinem prinzipiellen Widerspruch stehen.

HENNEGUY schreibt über diese Phase: «Les chromosomes sont disposés irregulièrement vers la région équatoriale du fuseau, la plupart sont groupés vers le centre de l'ovocyte, mais très souvent, un ou deux sont excentriques.» «Je n'en ai jamais vu (von den gesamten Chromosomen, d. Verf.) plus de 6—8, ils sont presque toujours arrondis et de dimensions trés inégales. Malgré l'examen attentif d'un grand nombre de coupes je n'ai pu trouver des stades de division des chromosomes, de leur cheminement vers les poles et de la sortie du globule polaire. Je n'ai pas vu non plus d'ovocyte avec un seul globule polaire et avec le second fuseau de maturation.»

SCHUBMANN sagt über die Reifungschromosome folgendes: »Eine Grundform der Chromosome konnte ich nicht feststellen, bald scheinen es kurze Stäbchen bald kugelige Körper, meist aber völlig unregelmäßige Chromatinstücke zu sein, die die Äquatorialplatte zusammensetzen. Auch die Zahl der Chromosome kann ich mit absoluter Genauigkeit nicht angeben (die Zahl bestimmte SCHUBMANN erst in den Furchungsteilungen, d. Verf.), denn oft sind die Chromosome in der Äquatorialregion so dicht gelagert, daß man sie trotz sorgfältigster Behandlung nicht voneinander zu trennen vermag, oder die Gestalt und Größe ist eine so verschiedene, daß man die Teile nicht für gleichwertige Chromosome halten kann.«

Ich glaube, diese beiden kurzen Abrisse charakterisieren sehr gut einen Teil der Schwierigkeiten, welche die Reifeteilungen bieten. Als solche nenne ich das leichte Verkleben der Chromosome, das Schwanken in Zahl, Form und Größe, die Seltenheit gut deutbarer Äquatorial- und Tochterplatten, ihr Wandern zur Eiperipherie, die eigentümliche Gruppierung der Chromosome usw., ferner die zerstreute Lagerung der verschiedenen Reifungsstadien im Uterus, die dem Untersuchenden meist nicht erlaubt, aus der Position oder Umgebung der Eizellen Schlüsse auf ihre Entwicklungsphase zu ziehen.

Wir verließen die reife Ovocyte in einem Stadium, in dem sie einen Monaster und mehr oder weniger verklumpte Chromosome im Protoplasma aufwies. In der Folge lockert sich nun der aus verbackenen Chromosomen bestehende Klumpen auf, und wir finden dann sechs scharf umschriebene Chromosome frei im Protoplasma vor (Fig. 33—35). Es

tritt also in die erste Reifeteilung die reduzierte Chromosomenzahl ein.

Außer den eben beschriebenen Ovocyten findet man aber auch andre Eizellen, die zwölf Chromosome, d. h. die Normalzahl aufweisen und ebenfalls nur eine Strahlung besitzen, also ungefähr derselben Entwicklungsstufe angehören müssen. Die Chromosome sind bei ihnen mehr oder weniger regellos in der dem Monaster gegenüberliegenden Eihälfte verteilt (Fig. 46—48).

Bei beiden Reifungstypen fällt zunächst das gedrungene kompakte Aussehen der Chromosome ins Auge, ferner die Verschiedenheit ihrer Form. Bald stellen sie sich als ellipsoide rundliche Körper dar, ohne die geringste Andeutung eines Spaltes, bald sind sie an einem Ende eingekerbt, bald zeigen sie einen zweischenkligen Bau mit auseinanderweichenden Ästen, kurz ihre Form ist so verschieden wie möglich und läßt sich nur schwer unter einem Gesichtspunkt vereinigen.

Wir wollen nun zunächst nur die Reifeteilung der mit der reduzierten Chromosomenzahl ausgestatteten Ovocyten betrachten, und zwar möchte ich dabei der Übersichtlichkeit halber zwei Teilungsarten unterscheiden, erstens eine simultane und zweitens eine successive Teilung der Chromosome.

Den ersten Typus verkörpert in deutlicher Weise Fig. 36 und 37. Der schon vorhandene Monaster hat sich geteilt, und die beiden Tochterstrahlungen sind nach den entgegengesetzten Polen auseinander gerückt. Nachdem sie ihren größten Abstand erreicht haben, schicken sich die Chromosome gleichzeitig zur Teilung an, und es resultieren daraus in der Anaphase zwei Tochterplatten von je sechs Chromosomen, wie sie Fig. 44 und 45 gut zur Darstellung bringen. Wir beobachten also hier einen durchaus normalen Teilungsverlauf.

Den zweiten Typus zeigt vor allem Fig. 39, 40 usw. Noch während die beiden Centrosome auseinander rücken, aber ehe sie ihre Endstellung erreicht haben, teilen sich schon die einzelnen Chromosome. Wir finden so bei Fig. 39 sieben Chromosome, es hat sich hier also erst ein einziges von den sechs Chromosomen durchgeteilt und bei Fig. 41 zehn Chromosome, was darauf schließen läßt, daß sich bereits acht der konjugierten Chromosome wieder getrennt haben. In beiden Fällen ist der Diaster noch nicht zur vollen Ausbildung gelangt. Sowie nun die Endstellung der Centrosome erreicht ist, hat sich auch die Teilung aller Chromosome vollzogen, die hier also nacheinander während der Ausbildung des Diasters verläuft.

Diese successive Teilung erklärt zunächst die Verschiedenheit der Chromosomenzahlen in den Reifungsovocyten, die je nach Fortschritt der Trennung jede Höhe von 6—12 erreichen kann, dann auch die Seltenheit einer gut erkennbaren Metaphase, da hier die Grenzen zwischen Pro- und Anaphase sich verwischen, denn während die einen Chromosome schon auseinanderrücken, verharrt der andre Teil noch ungetrennt (Fig. 40 und 41). Die Teilungsfigur befindet sich also in bezug auf ihre Chromatinbestandteile zum Teil noch in einem Stadium der Metaphase, zum Teil schon in einem Stadium der Anaphase.

Die späte Anaphase stellt sich dann genau wie beim ersten Teilungsschema, der simultanen Trennung dar, d. h. die späten Anaphasen der beiden Teilungstypen sind nicht mehr zu unterscheiden.

Wir müssen uns nun noch mit der Trennungsart der konjugierten Chromosome in bezug auf ihren Bau beschäftigen. Die Formen, die uns hierbei zu Gesicht kommen, sind wie die Fig. 35, 36, 37, 39, 40, 42 u. a. beweisen, recht verschiedenartig.

Fig. 36b zeigt, daß die Chromosomschenkel an ihren Enden auseinander gezogen werden, und so das Chromosom seiner Form nach in zwei Längshälften zerlegt wird. Den gleichen Modus bringt das in Fig. 40 ganz rechts abgebildete Chromosom *a* deutlich zum Ausdruck.

Fig. 42 stellt dagegen in seinem links gelegenen Chromosom *T* einen andern Typus dar. Das ebenfalls zwei lange Schenkel aufweisende Chromosom klafft in der Mitte auseinander und wird wohl an dieser Stelle der Quere nach geteilt.

In Fig. 37b, wo ich die sechs sich eben teilenden Chromosomenpaare, eins (Nr. 6) ist noch ungeteilt, noch einmal separat nebeneinander zeichnete, finden sich nun die verschiedensten Tochterformen: gespaltene zweischenklige (1), kuglige mit Fortsätzen, an denen die »Zugfasern« der Spindel inserierten (2), keulenförmige, die mit ihrem spitzen Ende zusammenhängen (3) (man vergleiche hiermit das linke schon geteilte Chromosom *b* der Fig. 36, das genau die entgegengesetzten Verhältnisse zeigt), stäbchenförmige mit einer Verdickung in der Mitte (4) usw. Wir sehen hieraus, daß die Form dieser Reifungschromosome so verschieden wie möglich ist, und es schwierig sein wird, sie unter einem Gesichtspunkt zu vereinigen.

In den Anaphasen verklumpt dann das Richtungschromatin immer mehr miteinander (Fig. 44a u. 45b), während die Eichromosome isoliert bleiben und meist schon den neuen Trennungsspalt durch ihre zwei Schenkel anzeigen (Fig. 44b u. 45a).

Das Richtungschromatin bleibt häufig noch längere Zeit in der Ovocyte liegen. So kommt es, daß bei manchen Eizellen bereits die zweite Richtungsteilung einsetzt (Fig. 50 u. 51), ohne daß das Richtungschromatin aus der Eizelle ausgestoßen worden wäre.

Es bleiben nun noch die Reifeteilungen mit der Chromosomennormalzahl zu besprechen, die in Wirklichkeit zum Teil nur eine weitergehende Ausbildung des vorher aufgestellten Teilungsschemas bedeuten. Es handelt sich um die Bilder 46, 47 und 48. Die Strahlungsfigur ist noch ungeteilt, und trotzdem die Chromosome in der Normalzahl vorhanden. Ihre Formen decken sich mit denen in den vorher beschriebenen Reifungsmitosen. In Fig. 46 überwiegt besonders ein Formtypus, der in seinem Aussehen zum Teil stark an Tetraden erinnert, doch beruht der bei einigen Chromosomen vorgetäuschte Querspalt wohl nur auf einer Knickung, hervorgerufen durch das beginnende Klaffen der Stäbchenenden.

Die erste Reifeteilung erfolgt bei diesen Ovocyten mit der Normalzahl nach dem Primärtypus, d. h. es werden ganze, freie Chromosome ausgestoßen. Fig. 48 zeigt bereits vor Ausbildung der Reifespindel eine Gruppierung der Chromosome in zwei Partien: Fig. 48b die besser gegliederten und unverklebten Chromosome, zur II. Reifeteilung bestimmt, und Fig. 48a die Chromosome des I. Richtungskörpers, diese fangen schon an mit einander zu verschmelzen. Als Anaphasenbild für diesen Modus möchte ich Fig. 49 ansprechen. Die zwölf Chromosome, sehr verschieden an Größe, sind in zwei Reihen auseinander gewichen. Sie haben dabei in der Mehrzahl noch dieselbe Grundform aufzuweisen, wie sie uns auch bei den frühen Prophasenchromosomen vor der Pseudoreduktion (Fig. 22, 23) entgegentraten, nämlich einen Aufbau aus zwei gespreizten Schenkeln. Diese Schenkel werden in der II. Reifeteilung getrennt, finden sich in der eben besprochenen Figur aber auch bei den Richtungschromosomen gut ausgebildet, ein Zeichen, daß sie weniger durch den Teilungsapparat bedingt, als vielmehr auf ein Fortdauern der frühen Prophasenform zurückzuführen sind.

Der weitere Verlauf der I. Reifeteilung geht dann wie bei den andern Teilungsarten vor sich, d. h. das Richtungscentrosom verläßt mit der einen Hälfte der Chromosome das Ei zur Bildung des I. Richtungskörpers.

Da diese drei hier erörterten Teilungstypen im Uterus ganz durcheinander gewürfelt vorkommen, läßt sich natürlich, zumal die Anaphasen gleichartig verlaufen, meist nur schwer bestimmen, zu welchem Typus die einzelne Eizelle zu zählen ist. Daß aber bei den Ovocyten mit der Normalzahl in der I. Reifeteilung die Chromosome nicht durchgeteilt,

sondern die Hälfte davon ungeteilt ausgestoßen wird, dafür bürgt mir das vollständige Fehlen von Anaphasen, die zusammen mehr als zwölf Tochterchromosome aufweisen.

Die Centrosome der I. Reifeteilung bestehen ebenso wie bei der vorhergehenden Strahlung in der frühen Prophase aus zwei kugeligen Centriolen, die in einer hellen Zone, umgeben von der Sphäre, eingebettet liegen. Die ausgebildete Strahlung dehnt sich ungefähr auf die ganze eine Eihälfte aus, wie das bei den meisten Trematoden beschrieben wurde. Die Strahlenenden können sich im Äquator noch überkreuzen.

Eine deutliche Spindel ist selten zu finden, es hängt dies wohl mit der eigenartigen Teilungsfolge der Chromosome zusammen.

II. Reifeteilung.

Die Stadien der II. Reifeteilung finden sich nur selten, ein Beweis, daß dieselbe sehr rasch verläuft.

Noch während das I. Richtungschromatin in der Ovocyte verweilt, stellen sich die Chromosome in die Äquatorialplatte zur zweiten Richtungsteilung ein (Fig. 50 u. 51), hierbei erscheinen zum Teil dieselben zweischenkeligen Formen, die wir sowohl in der Prophase wie auch in der Anaphase der I. Reifeteilung bei verschiedenen Ovocyten, so vor allem bei Fig. 39, 40, 42, 44b und 45a beobachteten. Bei der Teilung werden die beiden Schenkel getrennt, wie uns die Chromosomenform der Fig. 52 und 53, die zwei II. Anaphasen darstellen, beweisen, denn hier, besonders deutlich in Fig. 52, besitzen die Eichromosome das Aussehen ungegliederter Chromatinstäbchen. Auch die beiden oberen in Fig. 50 abgebildeten zweiästigen Chromosome lassen auf die gleiche Teilungsweise schließen.

Fig. 51 leitet zu einer Chromosomenform über, wie sie Fig. 53b wiedergibt, es handelt sich bei Fig. 51 um eine II. Metaphase. Die Chromosome weichen insofern vom Schema ab, als sie genau wie Diaden aussehen. Sie müssen ihrer Form und ihrer Einstellung nach dem Querspalt gemäß getrennt werden, wobei wir dem Bild nach nicht bestimmen können, ob dieser Spalt nur in bezug auf ihre Form oder auch in bezug auf ihre Genese einen Querspalt bedeutet.

Auch bei der II. Reifeteilung bleibt das Richtungschromatin ungewöhnlich lang in der Eizelle liegen und verklumpt vollständig. In Fig. 52a läßt das Richtungschromatin seinen Aufbau aus Chromatinstäbchen noch gut erkennen. Es wird erst bei Beginn der Vorkernauflockerung ausgestoßen, wenigstens findet man zu dieser Zeit häufig die stark geschrumpften Richtungskörper neben der Zelle liegen.

Über die Spindel der zweiten Reifeteilung und das weitere Schicksal der Centrosome kann ich mich nicht genauer auslassen, da die gefundenen Stadien zu gering an Zahl sind.

Richtungskörper.

SCHUBMANN erwähnt in seiner Arbeit die Seltenheit der Richtungskörper, dagegen muß ich bemerken, daß die geschrumpften Stadien, wie sie SCHUBMANN und HENNEGUY abbilden, häufig in der Ein- oder Zweizahl anzutreffen sind. Eine Dreizahl, wie sie SCHUBMANN ein einziges Mal gefunden haben will, konnte ich niemals konstatieren, halte sie auch bei der starken Verklumpung, der das Richtungschromatin bereits in der Eizelle unterworfen ist und dem raschen Zerfall der Richtungskörper für wenig wahrscheinlich.

Die frisch abgeschnürten Richtungskörper sind relativ groß (Fig. 56), was jedoch in Anbetracht der Chromatinmasse, die sie mitbekommen, nicht weiter erstaunlich ist. Ihre Größe beträgt etwa $^1/_8$ der Eimasse. Noch größere Richtungskörper erwähnt FRANCOTTE (97) bei Polycladen. Diese Richtungskörper ließen sich sogar befruchten.

Der Vorgang der Richtungskörperabschnürung ist der normale. Der Chromosomenhaufen wandert mit seinem Centrosom an die Eiperipherie, diese wölbt sich vor (Fig. 54), das Chromatin rückt nach in die Ausstülpung hinein, und nachdem diese sich abgeschnürt hat, ist der Richtungskörper fertig gestellt. Er enthält dann einen Chromatinballen, das Centrosom mit verkürzter Strahlung und eine protoplasmatische Schale.

Während der Richtungskörper sich von der Eizelle immer weiter entfernt und zwischen die Dotterzellen rückt, schwindet zunächst das Centrosom mit seiner Strahlung, darauf schrumpft Chromatin und Plasma allmählich ein, und der Körper zerfällt schließlich und verschwindet.

Leider fand ich niemals neugebildete, gut erhaltene Richtungskörper bei Ovocyten mit deutlich differenzierten, isolierten Eichromosomen, denn in den Fig. 54—56 sind überall die Eichromosome stark verklebt und gequollen. Die Form des Spermakerns, sowie das Fehlen eines zweiten Richtungskörpers spricht jedoch dafür, daß wir es hier mit der Abschnürung des I. Richtungskörpers zu tun haben.

Der II. Richtungskörper wird ungefähr an derselben Seite abgeschnürt, an der auch der I. ausgestoßen wurde, wie ich verschiedentlich beobachten konnte. Eine Drehung der Spindelachse findet also nicht statt, sondern die II. Reifungsspindel ist, falls überhaupt eine bestimmte Orientierung vorliegt, wie die I. gerichtet.

Spermakern.

An die aus dem Oviduct austretende hüllenlose Ovocyte legt sich eines der massenhaft im Uterusanfang befindlichen Spermatozoen an und dringt bald in das Ovoplasma ein. Im Bau und der Form gleichen diese Spermatozoen ganz denen, die Dingler (10) für das verwandte *Dicrocoelium lanceatum* beschrieb, nur daß ich die angegebene Knickung des Kopfteils bei *Fasciola hepatica* nicht beobachtet habe. Auch hier geht der Kopf kontinuierlich in den Schwanzteil über, ein Mittelstück oder etwa ein Centrosom ist nicht zu erkennen.

Während der Ausbildung der Prophasenchromosome bis zur Auflösung der Kernmembran hat sich das Spermatozoon bedeutend verändert, der Schwanzteil ist verschwunden und der Kopf zu einem dicken keulenförmigen Gebilde angeschwollen, wie es auch Goldschmidt (08) für *Dicrocoelium lanceatum* abbildet, nur daß bei meinem Objekt dieses nicht der Kernmembran dicht anliegt, sondern bis zum Vorkernstadium in der Nähe der Eiperipherie außerhalb der Spindel liegen bleibt.

Nach Auflösung der Eikernmembran rundet sich das Spermatozoon mehr und mehr ab und nimmt ellipsoide Gestalt an. Es erscheint zunächst ganz gleichmäßig kompakt, lockert sich aber gegen Ende der Reifeteilungen in mehrere Kugeln auf und zeigt dann Ausbuchtungen an seiner Peripherie (Fig. 44, 51, 52, 53 usw.). Die Zahl der Kugeln ist nicht festzustellen, da sie hierfür zu eng gelagert sind.

Wie Henneguy, so konnte auch ich Centrosome und Strahlungserscheinungen an dem Spermakern niemals wahrnehmen, dagegen will Schubmann centrosomenartige Kügelchen am Spermakern festgestellt haben. Goldschmidt konnte bei *Zoogonus mirus* ebenfalls die Abstammung der Furchungscentrosome vom Spermakern lange nicht nachweisen, bis es ihm schließlich bei seiner zweiten Untersuchung dieses Objekts (09) in einem einzigen Falle gelang, das Spermacentrosom zu entdecken. Ähnlich mag es bei *Fasciola hepatica* liegen. Jedenfalls zeigen meine Bilder, daß bei Ausbildung der Vorkerne deutlich zwei Centrosome von der alten Form der Reifungscentrosome vorhanden sind (Fig. 57 ist etwas überfärbt), ob aus dem restlichen Reifungscentrosom oder neu aus dem Spermakern entstanden, darüber geben meine Präparate keinen Aufschluß.

In den Furchungszellen ändert sich übrigens die Form der Centriolen. An Stelle der beiden Kügelchen erscheint ein Ring von geringer Farbintensität. Die alten Centriolen wachsen dabei stabförmig gekrümmt bis zur gegenseitigen Berührung aus und bilden so den Ring.

Vorkerne.

Sobald das II. Richtungschromatin sich isoliert hat, verklumpen die Eichromosome mit einander zu einem chromatischen Körper. Es bildet sich darauf eine Vacuole um den Chromatinklumpen, vermutlich durch Aufnahme von Flüssigkeit. Diese Vacuole ist durch eine deutliche Membran gegen das Eiplasma abgegrenzt. Allmählich zerfällt nun der Inhalt in Chromatinkugeln und -fäden, letztere stellen die Anlage der sechs Furchungschromosome des Eikerns dar (Fig. 57).

Den gleichen Verlauf nimmt die Weiterentwicklung des Spermakerns. Meist geht die Auflockerung der beiden Vorkerne nicht zur selben Zeit vor sich, d. h. der eine oder der andre Vorkern ist in seiner Entwicklung schon weiter fortgeschritten, doch besteht nach meinen Beobachtungen keine Regel darüber, welcher der beiden Vorkerne zuerst mit seiner Ausbildung beginnt, bald lockert sich der Ei-, bald der Spermakern als erster auf.

Die Furchungsteilungen untersuchte ich nur flüchtig und will daher nur bemerken, daß ich im Gegensatz zu SCHUBMANN die Chromosomenzahl hier auf 12 beziffere, die ja auch ohnedies feststehende Normalzahl, während SCHUBMANN zu der Zahl 8 gelangt.

Allgemeiner Teil.

Zwei Punkte sind es vor allem, die bei der Ovogenese von *Fasciola hepatica* unser Interesse erregen:

1. Das Zahlenverhältnis der Chromosome im Laufe der Entwicklung und

2. Das Auftreten und Wiederverschwinden einer Teilungsspindel in der frühen Prophase der I. Reifeteilung.

Rufen wir uns zunächst den Entwicklungsgang der Eichromosome, ihre Zahl und ihre Struktur während der verschiedenen Phasen ins Gedächtnis zurück!

Die Ovogonien weisen bei ihrer Teilung zwölf kurze, kompakte Chromosome auf, je zwölf Teilhälften gehen auf die Tochterzellen über. Die Tochterchromosome verkleben in der Telophase zu einem Chromatinballen. Die einzelnen Etappen der Auflösung dieses Chromatinklumpens in das feine Spirem der jungen Ovocyte konnten nicht verfolgt werden. Die jungen Ovocyten, die sich in ihrer Größe von den Ovogonien kaum unterscheiden, besitzen in ihrem Kern zunächst ein dünnes »Lininfadenwerk«, in das Chromatinkörnchen eingestreut sind. Dieses Fadenwerk

verdichtet sich an dem einen Kernpol stärker, während gleichzeitig an dem entgegengesetzten Pol ein chromatinfreier Raum entsteht. Das Chromatin verteilt sich gleichmäßig über das ganze Fadenwerk, so daß der Faden eine glatte Kontur erhält. Die Konzentration des Fadens am einen Pol nimmt zu und schließlich ragen nur einige wenige Chromatinschleifen in den freien Kernraum hervor. An diesen Schleifen ist zuerst eine deutliche Duplizität des Chromatinfadens wahrzunehmen. Freie Enden des Fadenknäuels ließen sich nicht erkennen. Die Stärke des Fadens nimmt in der Folge beträchtlich zu, und sein Aufbau aus zwei Längshälften wird deutlicher. Der Knäuel lockert sich nun auf, und in dem nachfolgenden Stadium finden wir wenige, zum Teil verschieden lange Chromosomenschleifen, alle mit ihren freien Enden nach dem synaptischen Pol gerichtet, das erste Bukettstadium. Die Zahl der Schleifen ist hier bedeutend geringer als 12. Einige zeigen eine achromatische Brücke, die jedoch keineswegs immer in der Mitte der Fadenlänge liegt. Die Schleifenenden lösen sich später von der Kernwand los, und in der nachfolgenden Phase finden wir im Kern anstatt der reduzierten Zahl etwa zwölf Chromatinfäden, welche die gleiche Dicke und den gleichen Bau wie die vorhergehenden Chromosomenschleifen zeigen, jedoch keine achromatischen Brücken erkennen lassen. Zunächst liegen sie noch unregelmäßig im Kern zerstreut, dann aber orientieren sie sich wiederum mit ihren Enden nach einem Pol. An diesem Kernpol liegt wie im ersten Bukettstadium der Nucleolus. Nun lösen sich die Chromosome zunächst mit einem ihrer Enden los, das in den freien Kernraum hinaustritt, während das andre Ende vorerst noch nach dem Nucleolus gerichtet bleibt. Die Schleifen werden blasser und dünner, man sieht nur noch wenige gut verfolgbare Chromatinstränge, von denen jedoch einige deutlich paarweise parallel gelagert sind. Schließlich gehen alle Schleifen im feinen Chromatinreticulum auf und sind somit im einzelnen nicht mehr zu unterscheiden. Erst nach Beendigung der Wachstumsperiode des Eies werden die Chromatinfäden wieder frei, sie verlieren ihren reticulären Zusammenhang und nehmen an Stärke langsam zu. Erst regellos in der Ovocyte zerstreut, treten sie in der Folge zu Paaren vereint auf und zwar finden sich in dieser Phase stets zwölf Paar Chromosomenfäden, jedes Paar aus zwei Fäden zusammengesetzt, die ihrer Länge nach miteinander verbunden sind, sich zum Teil umschlingen oder überkreuzen. In der Folge verkürzen sich die Fädenpaare, das Chromatin konzentriert sich, die Chromosome werden dicker. Nun beginnt eine Periode, in der sie zur Verklumpung neigen. Es ist dies die Phase, in der auch die Chromosomenkonjugation stattfinden muß. In einigen Ovocyten findet sich denn auch die reduzierte

Chromosomenzahl, oder Chromosome, die ihrem Aufbau nach auf eine vollzogene Konjugation schließen lassen, doch treten infolge der fortschreitenden Verklebung auch Ovocyten mit allen möglichen Chromosomenzwischenzahlen auf. Das Endresultat ist jedenfalls stets ein Verklumpen der vorhandenen Chromosome zu einem oder einigen wenigen Ballen. In diesem Stadium wird die Kernmembran aufgelöst, und der oder die Chromatinklumpen gelangen ins Plasma.

Hier entstehen aus ihnen die sechs Chromosome der I. Reifeteilung, die im Verlauf der Reifung zweimal durchgeteilt werden. Außer diesen Ovocyten mit sechs Chromosomen in der I. Prophase finden sich aber auch noch solche mit zwölf Chromosomen, also der Normalzahl. Die II. Reifeteilung weist stets nur sechs Chromosome auf.

Stellen wir nun, ehe wir zur Besprechung dieser Daten schreiten, zur besseren Übersicht nochmals die gefundenen Chromosomenzahlen zusammen:

Ovogonien = 12 Chromosome,
Synapsis = (kontinuierlicher) Faden,
I. Bukettstadium = Reduktion (7—9 Chromosome beobachtet),
II. Bukettstadium = 12 Chromosome,
Frühe I. Prophase = 12 Chromosome,
I. Reifeteilung Reduzierte Zahl = 6 Chromosome,
und Normalzahl = 12 Chromosome,
II. Reifeteilung = 6 Chromosome,
Furchungszellen = 12 Chromosome.

Wir sehen aus dieser Zusammenstellung, daß eine zweimalige Zahlenreduktion der Chromosome im Laufe der Entwicklung vor sich zu gehen scheint, das erste Mal nach der Synapsis, das zweite Mal in der Prophase der I. Reifeteilung.

Diese Ergebnisse stimmen mit der nun vollständig vorliegenden kritischen Untersuchung der Reifeteilungen durch Grégoire (05 u. 10), in der er alle ihm zugänglichen Darstellungen von Ovo- und Spermatogenesen auf den heterohomöotypischen Teilungsmodus zurückzuführen sucht, in vielen Punkten nicht überein. Ich will daher versuchen, im folgenden klarzulegen, wo meine Resultate im prinzipiellen Gegensatz zu den Grégoireschen Anschauungen stehen und wo eine Übereinstimmung gegeben ist.

Über die Bedeutung und das Zustandekommen der ersten Reduktion herrschen noch immer verschiedene Meinungen unter den Anhängern der

Chromatinvererbungshypothese: parallele oder endweise Konjugation, oder um mich eines Ausdrucks Häckers zu bedienen, Parasyndese oder Metasyndese, das ist einer der strittigsten Punkte in der Chromosomenentwicklung.

Wie ich schon in dem speziellen Teil anführte, sprechen meine Bilder nicht für parallele, sondern für endweise Konjugation. Nach der Synapsis tritt sofort ohne ein dünnfädiges normalzahliges Stadium das Chromosomenbukett mit der reduzierten Zahl einfach längsgespaltener Schleifen auf, die manchmal eine achromatische Brücke aufweisen. Der Längsspalt, der bis zum Verblassen der Chromosome zum wenigsten durch die biseriale Anordnung der Chromiolen kontinuierlich angedeutet bleibt, erscheint zuerst in der Synapsis. Der Chromatinfaden ist aber bei dem ersten Anzeichen seiner Duplizität noch so dünn, daß man die Grégoiresche Behauptung, er nehme bei Auftreten des Längsspaltes die doppelte Stärke an, d. h. jede Hälfte entspreche in ihrer Dicke dem ursprünglichen einfachen Faden, weder bestätigen noch entkräften kann. Da wo die Längshälften etwas auseinanderweichen, erscheint der Doppelfaden freilich beträchtlich breiter als der vorhergehende einfache Faden, aber die Dicke der einzelnen Hälften ist zu gering, um ein sicheres Urteil zu erlauben, ob es sich hier um einen längsgeteilten oder zwei parallelkonjugierte ungeteilte Fäden handelt. Dagegen muß ich mich, meinen Bildern nach, der von Meves verfochtenen Ansicht anschließen, daß eine paarweise parallele Anordnung der Fäden während des Knäuelstadiums hier kaum vorstellbar ist, zumal ich während der Synapsis keine Enden der Chromosomenfäden entdecken konnte, es sich dem Aussehen nach also hier eher um einen Chromatinfaden als um zwölf freie Chromosomenschleifen handelt.

Gegen eine parallele Konjugation spricht aber auch vor allem die Wiederherstellung der Normalzahl durch Querteilung der Chromosomenschleifen in dem späteren Pachytänstadium. Wie ich schon erwähnte, gelang es mir nicht, die reduzierte Zahl, nämlich sechs Schleifen, im Pachytänstadium ganz exakt nachzuweisen. Meist erblickt man, wie auch in Fig. 11 und 12, an dem synaptischen Pol noch das eine oder andre kleine Schleifenstück, das sich nicht mit Sicherheit unterbringen läßt. Trotzdem halte ich mich für berechtigt, aus diesen Bildern auf eine Reduktion zu schließen, wenn ich auch Pachytänphasen mit der genauen reduzierten Chromosomenzahl nicht sicher auffinden konnte, sondern nur Zahlen, die ganz nahe an der Zahl 6 lagen. Freie bis zur Kernmembran verfolgbare Schleifen dieses Stadiums, wie in Fig. 12, sieht man überhaupt nur sehr selten, was dem Umstande zuzuschreiben sein dürfte, daß die

chromatischen Elemente der frühen Pachytänstadien meist in noch stark eingeknäueltem Zustand auftauchen und sich, sobald die einzelnen Schleifen im Bukett orientiert sind, sehr schnell querteilen.

Fig. 10 gibt ein derartiges frühes Pachytänstadium wieder, bei dem die Schleifen noch nicht vollständig ausgebreitet sind, und daher ihre definitive Zahl natürlich noch nicht feststellbar ist. Das II. Pachytänstadium mit seinen zwölf Schleifen erhält sich dagegen verhältnismäßig lang und ist leicht aufzufinden.

Wir sehen also, daß sowohl das Zahlenverhältnis, wie auch die morphologischen Befunde es wahrscheinlich machen, daß die in der Pachytänphase auftretende Pseudoreduktion durch endweise Konjugation, beziehungsweise durch unterbliebene Segmentierung des Spiremfadens entstanden ist.

Als Ursache für die eben besprochene Veränderung der Chromosome in Zahl und Form dürfen wir den Hertwigschen Anschauungen gemäß einen Teilungsversuch der Eizelle, der nicht zum Abschluß gelangte, ansehen. Es fielen demnach in diese Phase zwei unterdrückte Teilungen der Ovocyte, wie es Popoff (07) für die Ovogenese von *Paludina* ebenfalls annahm, einmal in der Synapsis mit Auftreten des Längsspaltes und das zweite Mal nach dem pseudoreduktionellen Bukettstadium durch Querteilung der Schleifen. Das auf den Teilungsversuch folgende Stadium wird jedesmal durch eine bukettartige Anordnung der Chromosomenschleifen angedeutet. Man hat diese Schleifenorientierung mit dem Erscheinen eines Centrosoms an dem synaptischen Pol in Verbindung gebracht, meine Bilder liefern hierfür keine Belege, sind freilich auch durch ihre Kleinheit ungünstig für derartig feine Details.

Das strepsitäne Stadium, bei dem die beiden Längshälften der Chromosome sich streckenweise voneinander lösen und ihr Zusammenhang nur an einigen Stellen gewahrt bleibt, kommt bei *Fasciola hepatica* nicht besonders typisch zur Ausbildung, womit ich seine Existenz jedoch keineswegs leugnen will. Ich möchte vielmehr annehmen, daß die Chromosome schon vor Lockerung der Längshälften sich durch Chromatinabgabe stark verschmälern und sehr abblassen und daher der Vorgang des Auseinanderweichens schwer zu verfolgen ist. Fig. 16 zeigt einige derartige Strepsitänschleifen, die kurz vor ihrem Aufgehen im Kernreticulum stehen.

Im Wachstumsstadium der Ovocyte, d. h. in der Phase, während welcher offenbar ein starker wechselseitiger Austausch von Substanzen und komplizierte chemische Prozesse im Kern und Plasma vor sich gehen, verlieren die Chromosome ihre starke Färbbarkeit und sind als einzelne selbständige Elemente nicht mehr nachzuweisen. Sie haben sich zu

einem Chromatinreticulum angeordnet und wohl auch einen Teil ihres Chromatins an den Nucleolus abgegeben.

Hat dann aber die ausgewachsene Ovocyte den Oviduct verlassen, so gewinnen die einzelnen Chromosome oder richtiger die einzelnen Längshälften wieder ihre Selbständigkeit. Die durch das Reticulum bedingten Zusammenhänge verschwinden und die Fäden liegen frei zerstreut im Kern. Ihre Zahl ist in dieser Phase nicht genau zu ermitteln, beträgt aber sicher bedeutend mehr als zwölf. In Fig. 18 und 19 scheint die Anordnung der Spalthälften regellos und verworren, so daß man dem Aussehen nach nicht ohne weiteres auf eine bestimmte Zusammengehörigkeit der Chromosomenhälften schließen kann, wenigstens nicht bei denjenigen Fäden, welche die gleiche Länge besitzen. Es wäre also wohl möglich, daß hier Hälften verschiedener Chromosomenschleifen vielleicht väterlicher und mütterlicher Abstammung zur Vereinigung kämen und demgemäß die neu gebildeten Prophasechromosome nicht unbedingt den Chromatinschleifen des späten Pachytänstadiums ihrem Aufbau nach entsprechen müßten, sondern hier ein Austausch von Chromosomenhälften stattfände.

Die Bildung der frühen Prophasechromosome geht anscheinend stets durch lockeres Aneinanderlegen der beiden Chromosomenhälften vor sich, doch bleibt im weiteren Verlauf diese Anordnung oft nicht erhalten. Manche Hälften winden sich mehrmals umeinander, andre legen sich kreuzweise übereinander und wieder andre verkleben mit einem oder beiden Enden miteinander und täuschen so eine Achterfigur oder eine einfache Schleife vor.

Diese Gebilde entsprechen ihrer Form nach durchaus den bivalenten Chromosomen Grégoires, besitzen aber einen ganz andern Wert, wie es ihre Genese klar zum Ausdruck bringt. Während nach der Grégoireschen Auffassung die beiden Chromosomenäste von zwei ganzen parasyndetischen Chromosomen gebildet werden, diese also in der reduzierten Zahl erscheinen müssen, handelt es sich hier um die beiden Längshälften eines univalenten Chromosoms. Die Chromosome der frühen Prophase erscheinen hier also in der Normalzahl, ihre Äste stellen die Längshälften der Chromosome dar. Dies bildet einen grundlegenden Unterschied gegenüber der Grégoireschen Deutung der Prophasechromosome.

Haben die Chromosome eine bestimmte Konzentration erlangt, so verlieren sie ihre starre, straffe Form, sie werden flüssiger und beginnen zu verklumpen. Während dieser Zeit geht auch die Konjugation der Chromosome vor sich, und zwar gehen diese beiden Vorgänge so vollständig Hand in Hand, daß man meist nicht mit Gewißheit sagen kann,

ob man es in einem bestimmten Fall mit konjugierten oder nur verklebten Chromosomen zu tun hat, zumal die Form der Chromatinkörper oft keinerlei Anhalt gewährt. Aus dieser Phase können wir daher auch nicht herauslesen, ob eine Konjugation stets eintritt, oder ob sie auch ausbleiben kann, ein Punkt, auf den wir später bei Besprechung der I. Reifeteilungen noch zurückkommen müssen. Alle Ovocyten von *Fasciola hepatica* durchlaufen kurz vor Auflösung der Kernmembran dieses Stadium, während welchem die Chromosome zu einem oder mehreren formlosen Klumpen verbacken. Die Chromosomengrenzen werden mehr oder weniger undeutlich und nur die Zahl und zum Teil die Form der später aus diesen Klumpen hervorgehenden Reifungschromosome berechtigt uns zu dem Schluß, daß wir es hier mit denselben Chromosomen wie vor der Verklumpung zu tun haben, die nur inzwischen einen andern Konsistenzzustand durchlaufen und eine paarweise Konjugation durchgemacht haben.

Was nun den Aufbau der konjugierten Chromosome anbetrifft, so gelang es mir nur einmal, eine Tetrade zu Gesicht zu bekommen (Fig. 25 *T*). Sie ist der Norm gemäß gebaut, die beiden längsgespaltenen Chromosome endweis konjugiert. Also auch hier, wie zu erwarten stand, ein prinzipieller Unterschied zu den GRÉGOIREschen Anschauungen. Keine »Kreuztetrade«, wie er sie einzig und allein gelten läßt, dazu hätte zum wenigsten ja schon die Reduktion im Pachytänstadium vor sich gehen und erhalten bleiben müssen, sondern die von ihm geleugnete »Stäbchentetrade« durch Metasyndese zweier längsgespaltener Chromosome gebildet.

Wie ich schon ausführte, treten in die I. Reifeteilung sowohl sechs als zwölf Chromosome ein. Wir finden also Ovocyten auf dem Monasterstadium mit der reduzierten und auch der normalen Chromosomenzahl.

Zwei Annahmen, die man vielleicht über die Bedeutung dieser Zahlenunterschiede machen könnte, will ich vorweg kurz abtun. Erstens die Vermutung: es handle sich hier etwa um univalente und bivalente Rassen wie bei *Ascaris megalocephala*; sie ist hinfällig, denn einpolige Reifungsovocyten sowohl mit sechs wie auch mit zwölf Chromosomen finden sich im Uterus ein und desselben Tieres. Die zweite Annahme, wir hätten es hier mit durch die Chromatinmasse männlich oder weiblich prädestinierten Eiern zu tun, widerlegt sich durch den Hermaphroditismus von *Fasciola hepatica* von selbst.

Die reduzierte Chromosomenzahl in der I. Reifeteilung bedarf keiner weiteren Erklärung. Wir fanden vor Auflösung der Kernmembran schon Ovocyten mit der reduzierten Zahl, also mit konjugierten Chromosomen (Fig. 26), die dann während der nachfolgenden Chromatinverklumpung

als einzelne selbständige Gebilde nicht mehr nachzuweisen sind. Da sie jedoch in derselben Zahl wie vor der Verklumpung später nach der Kernmembranauflösung wieder auftreten, so dürfen wir wohl annehmen, daß sie ihre Individualität auch in der Phase der Verklebung bewahrt haben.

Die Variabilität der Chromosomenzahl im Verlauf der I. Reifeteilung ist bereits vorher eingehender besprochen worden. In der verschiedenen und geringen Intensität der Konjugation glaube ich eine Erklärungsmöglichkeit für die verschieden frühe Teilung der Chromosome und somit für die Verschiedenheit der auftretenden Zahlen gegeben zu haben. Ja ich glaube im Hinblick auf das Vorkommen normalzahliger I. Prophasen es als wahrscheinlich ansehen zu dürfen, daß die Zwischenzahlen nicht nur durch vorzeitige Trennung locker konjugierter Chromosome bedingt sind, sondern möglicherweise auch dadurch, daß sich einige der Chromosome überhaupt keiner Konjugation unterwerfen.

Wie steht es nun mit den Ovocyten, welche schon in der I. Prophase die Chromosome in der Normalzahl besitzen? Hier sind drei Möglichkeiten gegeben:

1. Eine Konjugation der Chromosome hat noch nicht stattgefunden, sie geht erst in der Metaphase der I. Reifeteilung vor sich.

2. Eine Konjugation hat stattgefunden, die Chromosomen haben sich aber bereits wieder getrennt. Wir haben es der chromatischen Figur nach also nicht mit einer Prophase, sondern mit einer Anaphase zu tun.

3. Eine Konjugation hat nicht stattgefunden und findet auch in der Folge nicht statt.

Punkt 1 entspräche dem Typus, wie ihn Korschelt (95) für *Ophryotrocha puerilis* und Öttinger (09) für *Pachyiulus varius* beschrieben hat. Die Angaben Korschelts sind übrigens durch neue Untersuchungen von Grégoire und Deton (06) bestritten worden.

Daß die Reduktion bei *Fasciola hepatica* sich nicht in der Metaphase vollzieht, beweist vor allem Fig. 26, bei der die Reduktion schon vor Auflösung der Kernmembran stattfand; weiter die späteren Stadien (Fig. 33 u. 34) mit aufgelöster Kernmembran und ebenfalls reduzierter Chromosomenzahl, ohne Einordnung der Chromosome in eine Äquatorialplatte, so daß hier noch keine Metaphase vorliegt. Im Gegenteil, die Chromosome sind unregelmäßig im Ei gelagert und zur Ausbildung eines Diasters ist es noch nicht gekommen. Ferner widerstreitet auch die ganz verschiedene Größe und Form der meisten Chromosome in Fig. 47 einer derartigen Annahme. Den *Ophryotrocha*-Typus der I. Reifeteilung müssen wir daher für unser Objekt zurückweisen.

Punkt 2 halte ich für wenig wahrscheinlich, möchte vielmehr annehmen, daß, wenn der Konjugationstrieb in der Ovocyte so heftig war, daß alle Chromosome zuzweit konjugierten, ihre Trennung entweder durch den simultanen oder successiven Teilungsmodus, wie ich sie vorher bezeichnete, vollzogen wird.

Dagegen spricht viel für Punkt 3. Obgleich erst ein Monaster in der Ovocyte vorhanden ist, findet man doch schon die Chromosome in der Normalzahl. Form und Größe untereinander ist meist sehr verschieden, was eine vorangegangene Konjugation recht unwahrscheinlich macht. Der Bau der Chromosome gleicht in vielen Fällen dem der normalzahligen Chromosome in der frühen I. Prophase (Fig. 22—24).

Es scheint somit der Schluß berechtigt, daß in den Reifungseiern mit der Chromosomennormalzahl diese Chromosome während ihrer letzten Ausbildung keine Pseudoreduktion durchgemacht haben. Ausnahmen mögen mitunter vorkommen, dann wird jedoch die Verbindung so locker sein, daß sie vor Beginn der Diasterbildung bereits wieder gelöst wird. Ein solcher Fall liegt möglicherweise in Fig. 47 bei den Chromosomen a_1, a_2 und b_2, b_1 vor.

Alle die beschriebenen Typen der I. Reifeteilung (vollständig normal durchgeführte Konjugation, lockere Konjugation mit verfrühter Teilung, vollständig unterbliebene Konjugation) gehen aber derart ineinander über, daß keine festen Grenzen zwischen den einzelnen Teilungsarten errichtet werden können. Das ganze Phänomen basiert offenbar auf der geringen Intensität der Chromosomenkonjugation. Die Konjugation ist anscheinend noch nicht zum allgemeinen, festen Besitz dieser Species geworden, d. h. es herrscht hier noch ein primitiver Entwicklungszustand, denn bei allen daraufhin untersuchten Metazoen, vielleicht mit einer einzigen Ausnahme, ließ sich bisher eine Pseudoreduktion vor oder während der I. Reifeteilung nachweisen.

Das hier geschilderte Verhalten der Chromosome hat starke Anklänge an einen Reifeteilungsmodus, der von Goldschmidt (05) für *Zoogonus mirus* aufgestellt wurde, und den er als Primärtypus bezeichnete. Bei *Zoogonus mirus* treten nach Goldschmidt in die I. Reifeteilung zehn Chromosome, d. h. die Normalzahl ein, ohne daß diese in der Prophase eine Konjugation durchgemacht hätten. In der I. Reifeteilung werden sie dann, freilich anders als bei *Fasciola hepatica*, der Länge nach geteilt und erst durch die II. Reifeteilung erfolgt die Ausstoßung von fünf der zehn Chromosome und somit die Zahlenreduktion. Bei Goldschmidt handelt es sich also um eine Postreduktion, während bei mir eine Präreduktion vorliegt. Neuerdings werden übrigens auch diese Be-

funde von GRÉGOIRE (09) angefochten, der an GOLDSCHMIDTS Präparaten in der I. Reifeteilung die reduzierte Zahl der Chromosome vorfand und damit die Reifeteilungen des *Zoogonus mirus* dem heterohomöotypischen Teilungsschema angliedert.

An einer zweiten Stelle wurde dann noch ein Primärtypus beschrieben und zwar zuerst von PRANDTL (06) bei den Konjugationsteilungen von *Didinium nasutum*; auch hier bedingt erst die zweite Kernteilung die Zahlenreduktion. Spätere Untersuchungen von POPOFF (08) über die Gametenbildung bei *Carchesium polypinum* und von ENRIQUES (07) über die Konjugation bei *Opercularia coarctata* usw. wiesen auch hier das Vorhandensein des Primärtypus nach, so daß es den Anschein erweckt, als ob in der Tat bei den Reifeteilungen der Ciliaten eine Pseudoreduktion noch nicht vorkomme, sondern daß sie die Zahlenkonstanz der Chromosome durch Primärreduktion erhalten[1]).

Fasciola hepatica bildet nun in schönster Weise das Bindeglied zwischen den Fällen mit vorhergegangener Reduktion der Chromosome und dem von GOLDSCHMIDT geschilderten Primärtypus. Bei *Fasciola hepatica* kann die Chromosomenkonjugation eintreten, ist dann aber oft nur sehr locker, sie kann aber auch unterbleiben und stimmt dann im Grundprinzip mit dem Primärtypus, wie ihn GOLDSCHMIDT für *Zoogonus mirus* aufstellte, überein.

Versuchen wir nun, uns über den Bau und somit auch die Teilungsart der konjugierten Chromosome, die in die I. Reifeteilung eintreten, Klarheit zu verschaffen, so bietet uns den einzigen Anhalt die in Fig. 25 dargestellte Tetrade. Die in der I. Reifeteilung auftretenden Chromosomenformen sind jedoch zum Teil nur schwer auf sie zurückzuführen, wenigstens muß man sich die Reifungschromosome in verschiedenster Weise geknickt und gedreht denken, um einen gleichartigen Reduktionstypus und zwar eine Präreduktion herauszubekommen, denn eine Präreduktion muß ich gleich GRÉGOIRE für die Reifeteilungen annehmen und zwar aus folgendem Grunde: Bei den Ovocyten, bei denen in die Spindel der I. Reifeteilung die Normalzahl der Chromosome eingeht, also eine Kon-

[1]) Herr Dr. GLÄSER aus dem hiesigen Institute hatte die Freundlichkeit, mir nach Fertigstellung der vorliegenden Arbeit einige Präparate einer Amöben-Reifeteilung zu zeigen, deren Genese in bezug auf das Zahlenverhältnis der Chromosome ganz analog der Reifeteilung von *F. hepatica* verläuft. Es bildet sich auch dort zuerst ein deutliches Spirem, das sich in die reduzierte Zahl Chromosome auflöst. Aus diesen gehen dann scharfumrissene Chromosome in der Normalzahl hervor, die einen deutlichen Spalt aufweisen. Bevor diese Chromosome jedoch in die Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung eingehen, wird ihre Zahl wieder auf die Hälfte reduziert, die beiden Reifeteilungen zeigen somit die reduzierte Zahl.

jugation unterblieben ist, werden, da in der II. Reifeteilung die reduzierte Zahl erscheint, in der I. Teilung ganze Chromosome eliminiert. Wir haben hier also bestimmt eine Präreduktion vorliegen. Da nun zwischen diesem Primärtypus und dem vollendeten Konjugationstypus, wie ich gezeigt zu haben glaube, kein prinzipieller Unterschied besteht, sondern sich eine kontinuierliche Übergangsreihe findet, so muß auch bei den konjugierten Chromosomen eine Präreduktion stattfinden, d. h. sie müssen dem Konjugationsspalt, also dem Querspalt nach, geteilt werden. Von diesem Standpunkt aus wollen wir einige der vorkommenden Konjugationstypen zu erklären suchen.

Fig. 35a. Der Längsspalt ist verschwunden, die konjugierten Chromosome haben eine derartig gedrungene Form angenommen, daß ihre Quer- und Längsachse vertauscht ist. Der vorhandene Spalt ist der Querspalt, das Chromosomenpaar wird also an dieser Stelle getrennt.

Fig. 36a u. b. Das Chromosomenpaar ist dem Querspalt nach eingeknickt (a) und wird an den freien Enden auseinandergezogen (b). Der Längsspalt ist nicht zu sehen.

Fig. 40a. Durch die stattgehabte Knickung sind die beiden Konjuganten bereits an ihrem Querspalt gelöst, jedes Chromosom wird zu dem entsprechenden Pol hinübergezogen. Der Längsspalt ist nicht zu sehen.

Fig. 37. Die meisten Formen sind nach Quer- oder Längsspalt nicht mehr zu orientieren.

Fig. 42 *T*. Die Längshälften klaffen an den dem Querspalt zugewandten Enden auseinander, und hier geht auch die Lostrennung vor sich. Wir finden also hier den Längsspalt in der I. Anaphase schon ausgebildet, wie es bei dem Primärtypus in Fig. 49 durchweg der Fall ist.

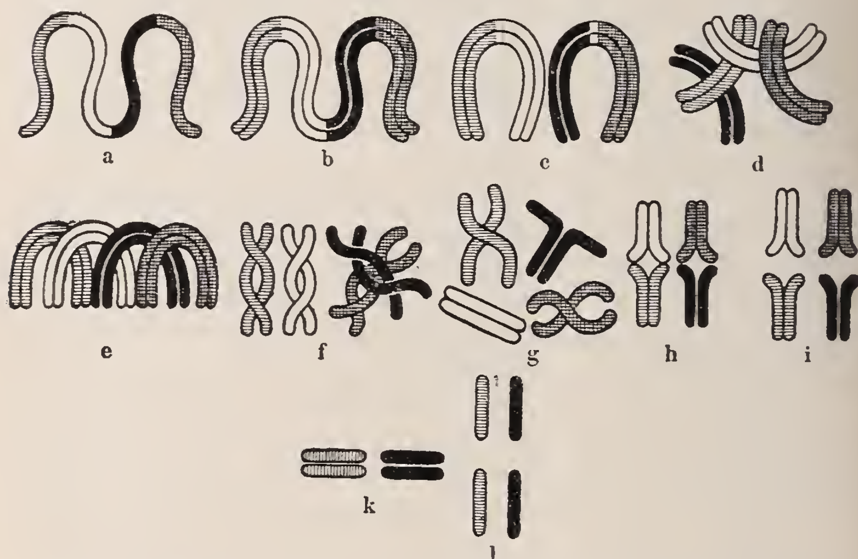
Das Chromosom *T* der Fig. 42 stimmt in seiner Form durchaus mit dem Grégoireschen Modus der Kreuztetrade überein, trotzdem sahen wir, daß es seiner Entstehung nach mit diesem Typus nichts gemein hat.

Wir haben es also bei *Fasciola hepatica* mit Reifeteilungen zu tun, von denen die erste eine Reduktions-, die zweite eine Äquationsteilung ist. Den Reifeteilungen geht eine zweimalige metasyndetische Pseudoreduktion voraus, von denen die erste im Laufe der Entwicklung aufgehoben wird, die zweite erst spät in der I. Prophase einsetzt. Die konjugierten Chromosome sind ihrem Aufbau nach längsgespalten. Der Längsspalt, gemäß dem die II. Reifeteilung verläuft, tritt mitunter schon in der I. Metaphase in Erscheinung.

Der Klarheit halber ist es vielleicht angebracht, wenn ich zum Schluß das Grégoiresche heterohomöotypische Teilungsschema für Tetraden, dem bei *Fasciola hepatica* auftretenden Teilungsmodus gegenüber stelle.

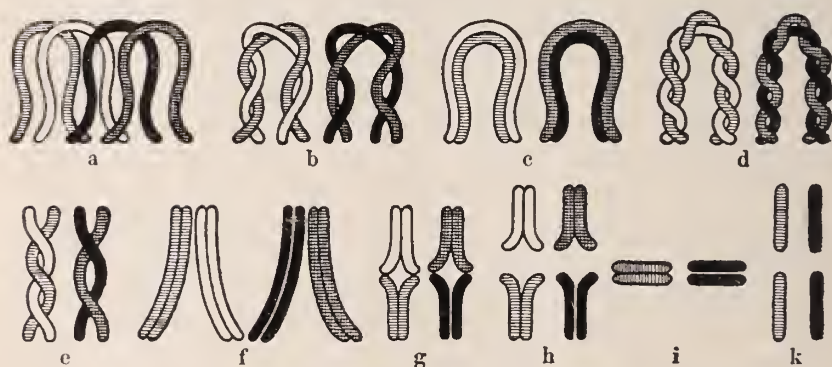
Das Schema zeigt, daß, obgleich nach den beiden Auffassungen der Entwicklungslauf der Chromosome ein ganz verschiedener ist, das Resultat dennoch das gleiche bleiben kann.

Textfig. 1.



Schema der Reifeteilungen bei *F. hepatica*. (Der »Primärtypus« ist hierbei nicht berücksichtigt.) *a*) Einfaches Leptotänstadium der Synapsis. *b*) Auftreten des Längsspaltes. *c*) Pachytänstadium, Pseudoreduktion. *d*) Querteilung der Pachytänschleifen. *e*) Orientierung der diploiden Schleifen zum II. Bukett. *f*) Strepsitänstadium. *g*) Diploide zweiästige Prophasenchromosome. *h*) »Stäbchentetraden«, Pseudoreduktion. *i*) I. Reifeteilung, reduktionell. *k l*) II. Reifeteilung, äquationell.

Textfig. 2.



Schema der Reifeteilungen nach Grégoire.
a) Leptotänstadium. *b*) Leptotäne parasyndetische Zygotänie, pseudoreduktionell. *c*) Pachytänschleifen. *d*) Beginn des Strepsitänstadiums. *e*) Strepsitänstadium. *f*) Auseinanderweichen der parasyndetischen Schleifen mit ihrem einen Ende; Auftreten eines neuen Längsspaltes. *g*) »Kreuztetrade«. *h*) I. Reifeteilung, reduktionell. *i k*) II. Reifeteilung, äquationell.

Die Strahlungsfigur und die Centrosomenbewegung in der frühen I. Prophase.

In der frühen Prophase noch vor Auflösung der Kernmembran kommt es zur Ausbildung einer doppelpoligen Strahlung, welche die Kernblase zwischen sich nimmt, aber nicht in den Kern eindringt, solange noch die Membran erhalten ist. Später bei Auflösung der Kernmembran nähern sich die beiden Centrosome wieder, und ohne daß es zur Teilung der Ovocyte gekommen wäre, verschmelzen sie miteinander. So entsteht der Monaster der I. Reifeteilung.

Wir haben es bei diesem Vorgange vermutlich mit einer unterdrückten Zellteilung zu tun und kommen somit zu dem Facit, daß während der Eientwicklung von *Fasciola hepatica* dreimal eine Ovocytenteilung versucht, aber wieder rückgängig gemacht wird. Das erste Mal mit Auftreten des Längsspaltes in der Synapsis, das zweite Mal bei der Querspaltung der Pachytänschleifen und nun das dritte Mal hier kurz vor der ersten Reifeteilung. Bei den beiden ersten Teilungsversuchen kommt es zu keiner achromatischen Teilungsfigur, dagegen tritt bei dem letzten Versuch eine wohlausgebildete Doppelstrahlung auf.

Es bleibt nun die Frage, welches ist die Ursache, daß hier die Zellteilung nicht durchgeführt wird. Hierfür kommen vor allem zwei Möglichkeiten in Betracht: entweder die herrschende Kernplasmaspannung war der Teilung so ungünstig, daß diese nicht vollzogen werden konnte, oder der Zellteilungsapparat gelangte nicht richtig zur Entwicklung, vielleicht ebenfalls unter dem Druck der ungünstigen Kernplasmaspannung.

Die gestörte Kernplasmarelation, ein Begriff, der von R. Hertwig hauptsächlich auf Grund seiner Protozoenstudien in die Cytologie eingeführt worden ist, setzt aber voraus, daß sich die Zelle in Depression befindet, ein Zustand, der durch allzu häufige Teilungen oder durch allzu starkes Funktionieren des Kernes, z. B. durch Überernährung, herbeigeführt werden kann. Dabei brauchen wir in der Depression keinen krankhaften Schwächezustand zu erblicken, sondern nur eine Gleichgewichtsschwankung zwischen Kern und Plasma, hervorgerufen durch außergewöhnlich intensive Tätigkeit des Kernes.

Über die Zahl der durchlaufenen Teilungen der Ovogonien kann ich, wie schon ausgeführt, keine Angaben machen, ebenso konnte ich einige als Anzeichen der Depression gedeutete Erscheinungen, wie das Ausstoßen von Chromidien während des Pachytänstadiums nicht feststellen. Niemals sah ich Teile der Chromatinschleifen, wie es z. B. Popoff (07), Moroff (09), Jörgensen (10) und andre sehr deutlich beobachteten,

aus dem Kern in das Protoplasma übertreten. Das Plasma der jungen Ovocyten behält vielmehr ganz seine alte Struktur bei, außer den sich schwach färbenden Fäden, die schon von Anfang an in dem Urkeimzellenplasma enthalten sind, bemerkt man keinerlei Einschlüsse.

Als ein Zeichen des Depressionszustandes könnte man dagegen das mitunter vorkommende Degenerieren von Ovocyten betrachten, das zu Beginn des Wachstumsstadiums auftritt und dann eben vor allem die drei gescheiterten Teilungsversuche im Laufe der Entwicklung. Im übrigen läßt sich von dieser Seite aus keine entscheidende Stellung zu der Frage nehmen, ob sich die weibliche Keimzelle im Zustand der Depression befindet, eine Annahme, zu der auch HERTWIG in erster Linie auf Grund vergleichender theoretischer Überlegungen kam und nicht nur durch morphologische Studien über die Eizelle. Wir wollen uns daher einmal seine Anschauungen zu eigen machen und mit ihnen zu operieren versuchen, zumal es infolge der gestielten Form der jungen Ovocyten nicht gelang, vergleichende Kernplasmamessungen vorzunehmen, die für die Beurteilung der Frage von wesentlichem Vorteil gewesen wären.

Sucht man nun nach morphologischen Veränderungen zwischen der ausgewachsenen Eizelle mit unterdrückter Teilung und der Eizelle in der Reifeteilung, so fällt vor allem das vollständige Verschwinden der Plasmaeinschlüsse vor Beginn der Reifeteilung auf. POPOFF (08) war es, der zuerst den »Dotter« als Folge der Depression ansah, indem er sich vorstellte, daß das Plasma durch die Überanspruchnahme von seiten des Kernes schließlich nicht mehr imstande ist, von außen aufgenommene Stoffe zu assimilieren und sie daher auf einer niederen synthetischen Stufe, nämlich als »Dotter« im Plasma aufspeichert. Mich dieser Meinung besonders bei Eiern mit ausgesprochener Dotterbildung anzuschließen, vermag ich nicht; trotzdem halte ich diese Erklärungsweise für die sich hier bei *Fasciola hepatica* abspielenden Prozesse sehr wohl annehmbar, denn wenn ich mich auch des Ausdrucks »Dotterkugeln« vorher bei meinem Objekt bediente, so lag es mir doch vollständig fern, damit irgendetwas über die Synthese dieser Körper aussagen zu wollen, werfen wir ja unter der Bezeichnung »Dotter« zweifellos die heterogensten Dinge zusammen, nur weil wir nicht imstande sind, die verschiedenen Plasmaeinschlüsse ihrem Aufbau und Ursprung nach exakt zu charakterisieren. Es scheint daher nicht ausgeschlossen, daß derartige Einschlüsse mit dem Dotter, wie wir ihn bei Arthropoden, Amphibien usw. antreffen, gar nichts zu tun haben. Es mag sich daher hier um irgendwelche abgelagerten Substanzen handeln, für die den ganzen Vorgängen nach die POPOFFsche Erklärung sehr gut paßt, denn die Dotterkörner

tauchen während der starken Kernfunktion im Wachstumsstadium zuerst auf, bleiben dann bis kurz vor Beginn der I. Reifeteilung in der Ovocyte liegen, während welcher Zeit ihre Masse mehr und mehr reduziert wird, und erst nachdem sie vollständig verschwunden sind, setzen die Reifeteilungen ein. Der vorhergehende mißglückte Teilungsversuch fällt noch in die Zeit ihrer Anwesenheit, also bevor die Kernplasmaspannung auf ihre Norm reguliert war.

Bei dieser Regulation mögen nun zum Teil intracelluläre Vorgänge maßgebend sein, zum Teil mag aber auch das Spermatozoon dafür verantwortlich gemacht werden und eventuell sogar sein Entwicklungsanreiz mit darin bedingt sein, daß es bedeutend an Größe zunimmt, sobald es einmal in das Ei eingedrungen ist. Es nimmt während seines Wachstums sicher irgendwelche Stoffe aus dem Protoplasma der Ovocyte in sich auf und ändert somit den Tonus der Eizelle, ihr gleichzeitig die Möglichkeit gebend, die Reifeteilungen durchzuführen. Welches freilich die Stoffe sind, die es an sich reißt, darüber können wir nichts Bestimmtes aussagen, aber wenn man das dünne Spermatozoon der Fig. 29 mit dem großen, intensiv gefärbten Spermakern der Fig. 32 vergleicht, so darf man wohl daraus schließen, daß das Spermatozoon nicht nur Wasser, sondern auch Nährsubstanzen in sich aufgenommen hat, die eventuell vorher die Kernplasmarelation ungünstig beeinflußten und somit die Teilung verhinderten. Für eine derartige Substanzentnahme aus dem umliegenden Plasma sprechen auch Bilder, bei denen der noch langgestreckte Spermakern von einer Zone helleren Plasmas umgeben war. Der Entwicklungsanreiz des Spermatozoons läge also in der Veränderung, die es durch sein Wachstum im Tonus der Ovocyte hervorruft.

Doch noch weitere Einblicke gestattet die hier in der Prophase beobachtete unterdrückte Zellteilung. Sie gibt uns nämlich eine Erklärung für die so häufig vorkommende Verklumpung der Chromosome kurz vor Übergang in die I. Reifeteilung. Sobald die Centrosome nach dem mißglückten Teilungsversuch ihre Polstellung wieder aufgeben und sich einander nähern, klappen auch die vorher gespreizten Schenkel der Chromosome (Fig. 22—24 u. 29) mit Aufhören der Teilungsspannung wieder zusammen. Ihre Arme werden schlaff, ihre Form metabolisch, kurz, sie schicken sich an, einen Ruhekern zu bilden, d. h. sie verbacken zu einem oder mehreren Klumpen. In der Tat besteht eine gewisse Ähnlichkeit in der Chromatinfigur zwischen der Telophase einer Ovogonienteilung (Fig. 4) und den hier gebildeten Chromatinklumpen. Das Verbacken der Chromosome wäre also das Resultat des Versuchs, den Ruhekern nach der mißglückten Teilung wieder herzustellen. Aber noch ehe die weitere Auf-

lösung der Chromosome vor sich gehen kann, tritt wiederum der Teilungsapparat in Funktion und isoliert die inzwischen ins freie Plasma übergetretenen Chromosome, die nun die Reifeteilungen durchmachen.

Bonnevie (09), die erst kürzlich auf dieses Verhalten der Reifungschromosome, das bei einigen Objekten in schwachem Maße auch noch bei den späteren Teilungen anhält, aufmerksam gemacht hat, erklärt es freilich für ein allgemeines Charakteristikum des heterotypischen Teilungsmodus. Sie sagt: »Diese heterotypischen Charaktere geben sich wesentlich in drei Veränderungen im Verhalten der Chromosome Ausdruck, nämlich in 1. einer Konsistenzveränderung mit Neigung zur Agglutination und Verringerung der Elastizität der Chromosome, 2. einer Tendenz zur verfrühten Teilung und 3. einer Steigerung der auch sonst während der Prophase wirksamen spreizenden Kräfte der Chromosome.« Hier in unserm Fall wird es uns sofort klar, was diese heterotypischen Charaktere bedingt, daß sie nämlich lediglich eine Folgeerscheinung des mißglückten Teilungsversuchs der Ovocyte sind.

Es bleibt uns nun noch übrig, den zweiten Faktor zu untersuchen, der eventuell für den mißglückten Teilungsversuch verantwortlich zu machen wäre, nämlich den Diaster. Ich will gleich vorweg nehmen, daß ich in seinem Bau keinen prinzipiellen Unterschied gegenüber dem späteren Reifungsdiaster fand. Freilich entbehrt er vollständig einer Centralspindel und Zugfasern, aber die erstere ist auch in den Reifeteilungen nicht sichtbar und selbst die Zugfasern, die ja in ihrer Gesamtheit eine Spindel formen, lassen sich nur selten nachweisen (Fig. 37 u. 43). Sie kommen eben im ersten Falle nicht zur Ausbildung, da die Kernmembran noch intakt ist, und die Chromosome deshalb mit der achromatischen Teilungsfigur noch nicht in Verbindung treten.

Der plausibelste Grund für das Scheitern des Teilungsversuchs liegt auch hier in der Annahme einer Depression. Die inneren Spannungsverhältnisse sind noch so ungünstig, daß die Teilung nicht zur Ausführung gelangt, obgleich der achromatische Teilungsapparat durchaus den an ihn zu stellenden Ansprüchen genügt, denn er zeigt die gleiche Stufe der Ausbildung wie der Diaster der Reifeteilungen.

Bonnevie (10) beleuchtet in ihrer letzten Arbeit ähnliche Strahlungserscheinungen, die trotz ihrer Duplizität nicht zur Zellteilung führten (M. Boveri, 01). Sie sucht den Grund in der getrennten Entstehungsweise solcher Sphären, die ihnen nicht ermöglicht, durch eine Centralspindel in Verbindung und somit in Tätigkeit zu treten. Die vorkommenden Bewegungen schreibt sie in Übereinstimmung mit M. Boveri (01) dem Umstande zu, daß die nicht durch eine Spindel aneinander ge-

koppelten Astrosphären ihre »Gleichgewichtslage« in der Zelle einnehmen müssen.

Über den Ort und die Art der Entstehung der Centrosome konnte ich nichts Sicheres feststellen, dagegen muß ich in meinem Falle die Erklärung der Centrosomenwanderung als Einnahme der Gleichgewichtslage ablehnen; dafür ist die Centrosomenbewegung hier eine viel zu rhythmische und komplizierte. Überhaupt dürfte es schwer sein, die nicht durch eine Spindel bedingte bipolare Gegenüberstellung zweier Centrosome aus den Gleichgewichtsverhältnissen der Zelle erklären zu wollen, solange man keine sich abstoßenden oder sich anziehenden elektro-magnetischen Kräfte mit den Centrosomen als Kraftcentrum annimmt, wie es Hartog, Lillie, Gallardo usw. tun. Aber andernteils reichen auch diese elektro-magnetischen Kräfte zur Erklärung der hier sich abspielenden Prozesse nicht aus, wir müßten denn das Vorzeichen eines der Centrosome in einem gegebenen Moment umkehren, damit die Centrosome, die sich bis jetzt abgestoßen haben, sich nun wieder anziehen; eine Annahme, die doch etwas sehr gewagt scheint.

Die Rhumblerschen Betrachtungen (03), die sich überdies mit spindeltragenden Astrosphären beschäftigen, lassen sich für die hier auftretenden Bewegungen auch nicht verwerten, denn sie erklären in keiner Weise die Wiederannäherung der Sphären unter vollkommener Erhaltung der Strahlungsfigur, wie sie in Fig. 29—32 vorliegt. Nimmt man an, daß aus irgendeinem Grunde die Attraktionsfähigkeit des Centrosoms zum Schwinden kommt, so muß das hier verdichtete »Hyaloplasma« zurückebben, und infolge der herrschenden »Longitudinalspannung« werden die aus ihrer Anfangslage gedrängten Centrosome wieder einander genähert. Falls sie nun durch Teilung eines einzigen hervorgegangen sind, könnten sie eventuell wieder vollständig verschmelzen, gleichzeitig müßte aber mit der kontinuierlichen Annäherung eine entsprechende Reduktion der Strahlungserscheinung und der Centrosommasse Hand in Hand gehen, was aber hier keineswegs der Fall ist. Die Astrosphären behalten im großen und ganzen in allen Lagen bis zur Wiederbildung des Monasters ihre Ausdehnung bei — soweit sie sich nicht gegenseitig beschränken. Die Rhumblersche Erklärungsweise reicht also für die Centrosomenbewegung unseres Falles nicht aus.

Bonnevie (10) läßt sich die Centrosome durch Bildung der Centralspindel auseinander schieben, aber diese Möglichkeit fällt hier mit Fehlen der Spindel weg, außerdem wäre diese Bewegungsart für das Herumwandern der beiden Centrosome um den Kern in der ersten Phase der Trennung und vor der Wiedervereinigung nicht annehmbar. Wir stoßen

eben überall auf Schwierigkeiten und Widersprüche, die uns vorerst ohne die weitgehendsten Hypothesen noch keine hinreichende Erklärung der Vorgänge erlauben, wenn wir nicht die alte Heidenhainsche Anschauung akzeptieren, daß das Centrosom eben ein Organ der Zelle ist und somit als solches nach Möglichkeit der Zelle erhalten bleibt. Ist also der Teilungsversuch mißglückt und daher die Verteilung der beiden Tochtercentrosome auf zwei Tochterzellen nicht ausführbar, so verschmelzen die Tochtercentrosome wieder zu dem Ausgangscentrosom der ungeteilten Ovocyte. Wir dürfen deshalb in diesem Prozeß nicht eine Centrosomenkonjugation in dem Sinne erblicken, wie es Fol (91) in seiner »Quadrille des centres« für das Seeigelei behauptete, sondern lediglich eine Rückbildung aller durch den Teilungsversuch hervorgerufenen Phänomene. Bei dieser teleologischen Interpretierung müssen wir uns freilich darüber klar bleiben, daß wir hiermit auf eine Erklärung der mechanischen Vorgänge verzichten.

Literaturverzeichnis.

Baltzer. Über mehrpolige Mitosen bei Seeigeleiern. Verh. phys. med. Ges. Würzburg. Bd. XXXIX. N. F. 1908.

Bonnevie, K. Chromosomenstudien. II. Arch. f. Zellf. Bd. II. 1909.

—— Über die Rolle der Centralspindel während der indirekten Zellteilung. Ebd. Bd. V. 1910.

Boveri, M. Über Mitosen bei einseitiger Chromosomenbindung. Jen. Zeitschr. Bd. XXXVII. 1903.

Boveri, Th. Zellenstudien. Heft II. Jena 1888.

—— Zellenstudien. Heft III. Jena 1890.

—— Zellenstudien. Heft IV. Jena 1900.

—— Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. phys. med. Ges. Würzburg. Bd. XXXV. N. F. 1902.

—— Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904.

Braun, Trematoden. In: Bronn, Klass. u. Ord. d. Tiere. 1879—93.

—— Tierische Parasiten des Menschen. Würzburg 1908.

Calkins, G. N. The Spermatogenesis of Lumbricus. Journ. of Morph. Vol. XI. 1895.

Dingler, M. Über die Spermatogenese des Dicrocoelium lanceatum. Arch. f. Zellf. Bd. IV. 1910.

Enriques, P. La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Arch. f. Protistk. Bd. IX. 1907.

Fick, R. Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergebnisse d. Anat. u. Entw. Bd. XVI. 1906.

Flemming, W. Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887.

Fol, H. Le Quadrille des Centres. Arch. des Sc. Phys. et Nat. Vol. XXV. 1891.

Gallardo, A. La division de la cellule, phénomène bipolaire de caractère électro-colloidal. Arch. f. Entw. Mech. Bd. XXVIII. 1909.
Glaesner, L. Zur Embryonalentwicklung von Amphistomum subclavatum. Zool. Anz. Bd. XXXV. 1910.
Goldschmidt, R. Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung, und Zellteilung bei Polystomum integerrimum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXI. 1902.
—— Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXI. 1905.
—— Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des Dicrocoelium lanceatum. Arch. f. Zellf. Bd. I. 1908.
—— Die Chromatinreifung der Geschlechtszellen des Zoogonus mirus Lss. und der Primärtypus der Reduktion. Arch. f. Zellf. Bd. II. 1909.
—— Eischale, Schalendrüse und Dotterzellen der Trematoden. Zool. Anz. Bd. XXXIV. 1909.
Grégoire, V. Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. La Cellule. Tom. XXII. 1905.
—— La réduction dans le Zoogonus mirus Lss. et le »Primärtypus«. Ibid. Tom. XXV. 1909.
—— Les cinèses de maturation dans les deux règnes. Ibid. Tom. XXVI. 1910.
Grégoire, V. et Deton. Contribution à l'étude de la spermatogénèse dans l'Ophryotrocha puerilis. La Cellule Tom. XXIII. 1906.
Gross, J. Die Spermatogenese von Syromastes marginatus. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XX. 1904.
Günther. Über den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XIX. 1903.
Gurwitsch. Morphologie und Biologie der Zelle. 1904.
Häcker, V. Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre. Jena 1899.
—— Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u. Fortschr. d. Zool. Bd. I. 1909.
Halkin, H. Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du Polystomum integerrimum. Arch. de Biol. Tom. XVIII. 1902.
Henneguy, Sur la formation de l'œuf, la maturation et la fécondation de l'ovocyte chez le Distomum hepaticum. C. R. Acad. de. S. 1902.
—— Recherches sur le mode de formation de l'œuf ectolécithe du Distomum hepaticum. Arch. d'Anat. Micr. Tom. IX. F. 1. 1906.
Hertwig, R. Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschr. f. Gegenbaur. Leipzig 1896.
—— Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellf. Bd. I. 1908.
Jansens, F. A. La Théorie de la Chiasmatypie. La Cellule. Tom. XXV.
Jörgensen. Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockeies von Proteus anguineus. Festschrift für R. Hertwig. 1910.
Korschelt, E. Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LX. 1895.
Korschelt und Heider. Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. Jena 1902.
Leuckart, R. Die Parasiten des Menschen. Leipzig 1879—1901.
Meves, Fr. Über eigentümliche mitotische Prozesse in jungen Ovocyten von Salamandra maculosa. Anat. Anz. Bd. X. 1895.

Morgan, T. H. Further Studies on the Action of Salt-Solutions and of other Agents on the Edgs of Arbacia. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. X. 1900.

Moroff, Th. Ovogenetische Studien. I. Copepoden. Arch. f. Zellf. Bd. II. 1909.

Mrazek. Über abnorme Mitosen im Hoden von Astacus. Sitz.-Ber. d. k. böhm. Ges. d. Wiss. 1901.

Oettinger, R. Zur Kenntris der Spermatogenese bei den Myriopoden. Samenreifung und Samenbildung bei Pachyiulus varians Fabre. Arch. f. Zellf. Bd. III. 1909.

Ortmann, W. Zur Embryonalentwicklung des Leberegels (Fasciola hepatica). Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXVI. 1908.

Popoff, M. Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. LXX. 1907.

—— Die Gametenbildung und die Konjugation von Carchesium polypinum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXIX. 1908.

—— Über das Vorhandensein von Tetradenchromosomen in den Leberzellen von Paludina vivipara. Biol. Centralbl. Bd. XXVIII. 1908.

—— Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk. Suppl. I.

Prandtl, H. Die Konjugation von Didinium nasutum. Arch. f. Protistenk. Bd. VII. 1906.

Rhumbler. Mechanische Erklärung der Ähnlichkeit zwischen magnetischen Kraftliniensystemen und Zellteilungsfiguren. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVI. 1903.

Rückert, J. Zur Entwicklung des Ovarialeies bei Selachiereiern. Anat. Anz. Bd. VII. 1892.

—— Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. Erg. der Anat. und Entw. Bd. III. 1893.

—— Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte. 1. Abtlg. Bd. IV. 1894.

Schauinsland, H. Beitrag zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Trematoden. Jen. Zeitschr. Bd. XVI. 1882.

Schleip, W. Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Planaria gonocephala. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXIII. 1907.

—— Die Samenreifung bei den Planarien. Ebd. Bd. XXIV. 1907.

Schneider, A. und K. E. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I und II. Arch. de. Biol. Tom. XXII. 1905.

—— Dasselbe. III. Anat. Anz. Bd. XXIX. 1906.

Schubmann, W. Über die Eibildung und Embryonalentwicklung von Fasciola hepatica L. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXI. 1905.

Selenka, E. Über eine eigentümliche Art der Kernmetamorphose. Biol. Centralbl. Bd. I. 1881—82.

Sommer. Die Anatomie des Leberegels Distomum hepaticum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIV. 1880.

Teichmann, E. Über die Beziehung zwischen Astrosphären und Furchen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVI. 1903.

Wilson, E. The Cell in Development und Inheritance. New-York 1896.

—— Experimental Studies in Cytology. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XII. 1901.

Tafelerklärungen.

Alle Figuren sind auf Objekttischhöhe mit Zeiss 2 mm Apochromat und Compensationsocular 18 entworfen. Vergr. 2250.

Abkürzungen.

D = Dotterkugeln; *N* = Nucleolus; *R* = Richtungskörper; *Sp* = Spermatozoen, Spermakern.

Tafel XXIV.

In Fig. 1—16 sind nur die Zellkerne dargestellt.

Fig. 1—4. Ovogonien.

Fig. 1. Ruhende Ovogonienkerne.

Fig. 2. Ovogonie in Teilung. Metaphase.

Fig. 3a u. b. Schnitte durch einen Ovogonienkern. Späte Metaphase.

Fig. 4. Ovogonie in Teilung. Telophase.

Fig. 5—16. Junge Ovocyten.

Fig. 5 u. 6. Frühes Synapsisstadium.

Fig. 7 u. 8. Älteres Synapsisstadium. Die freien Schleifen lassen die Duplizität des Fadens erkennen.

Fig. 9 u. 10. Auflockerung des Knäuels.

Fig. 11 u. 12. Erstes Bukettstadium mit reduzierter Schleifenzahl.

Fig. 13. Querteilung und Neugruppierung der Schleifen.

Fig. 14. Zweites Bukettstadium. Schleifen in der Normalzahl.

Fig. 15. Auflösung des zweiten Buketts.

Fig. 16. »Strepsinema«.

Fig. 17. Ovocyte des Wachstumsstadiums.

Fig. 18—26. Chromatinstrukturen und Dotterkugeln der frühen Phase der ersten Reifeteilung.

Fig. 18. Die Chromosomenspalthälften, noch sehr chromatinarm, sind regellos im Kern verstreut.

Fig. 19—21. Der Chromatingehalt nimmt zu, die Chromosomenhälften gruppieren sich paarweise.

Fig. 22—24. Ovocyten mit je zwölf Chromosomen.

Fig. 25. Konjugation der Chromosome (ein Teil verklumpt). *T* = Tetrade.

Fig. 26. Pseudoreduktion.

(Der Nucleolus der Fig. 22—26 ist auf den Präparaten genau so intensiv schwarz wie die Chromosome gefärbt.)

Tafel XXV.

Fig. 27—32. Centrosomenbewegung der frühen Prophase bis zur Auflösung der Kernmembran. (Die Chromatinstrukturen sind weniger gut erhalten.)

Fig. 27. Erstes Auftreten des Centrosoms im Ruhekern der Ovocyte.

Fig. 28. Die Centrosome beginnen auseinander zu rücken.

Fig. 29. Centrosome in Pollage.

Fig. 30—31. Die Centrosome nähern sich wieder.

Fig. 32. Die Wiederherstellung des Monasters mit Diplosomenpaar kurz nach Auflösung der Kernmembran.

Fig. 33—49. Erste Reifeteilung.

Fig. 33—35. Prophasen mit Chromosomen in der reduzierten Zahl. Monasterstadium.

Fig. 36—38. Metaphasen der simultanen Teilung.

Fig. 37b. Die bis auf Nr. 6 eben geteilten Chromosome der Fig. 37a nochmals nebeneinander gezeichnet.

Fig. 38. Metaphase in Polaufsicht. (Die Chromosome haben sich bereits geteilt.)

Fig. 39—43. Successive Teilung.

Fig. 39. Eins der sechs Chromosome hat sich bereits geteilt. Gesamtzahl 7.

Fig. 40a u. b. Drei der sechs Chromosome haben sich geteilt, Gesamtzahl 9.

Fig. 41. Vier der sechs Chromosome haben sich geteilt, Gesamtzahl 10.

Fig. 42. Schnitt mit etwa elf Chromosomen (zwei liegen im nächsten Schnitt und sind hier weggelassen). T = Chromosom in Tetradenform.

Fig. 43. Ovocyte zur Veranschaulichung der verschiedenen Teilungsfolge.

Fig. 44a u. b. Anaphase der ersten Reifeteilung.

Tafel XXVI.

Fig. 45a u. b. Anaphase der ersten Reifeteilung.

Fig. 46—49. Reifeteilung der Ovocyten mit Chromosomen in der Normalzahl.

Fig. 46—48. Prophasen. Monasterstadium.

Fig. 49. Anaphase.

Fig. 50—53. Zweite Reifeteilung.

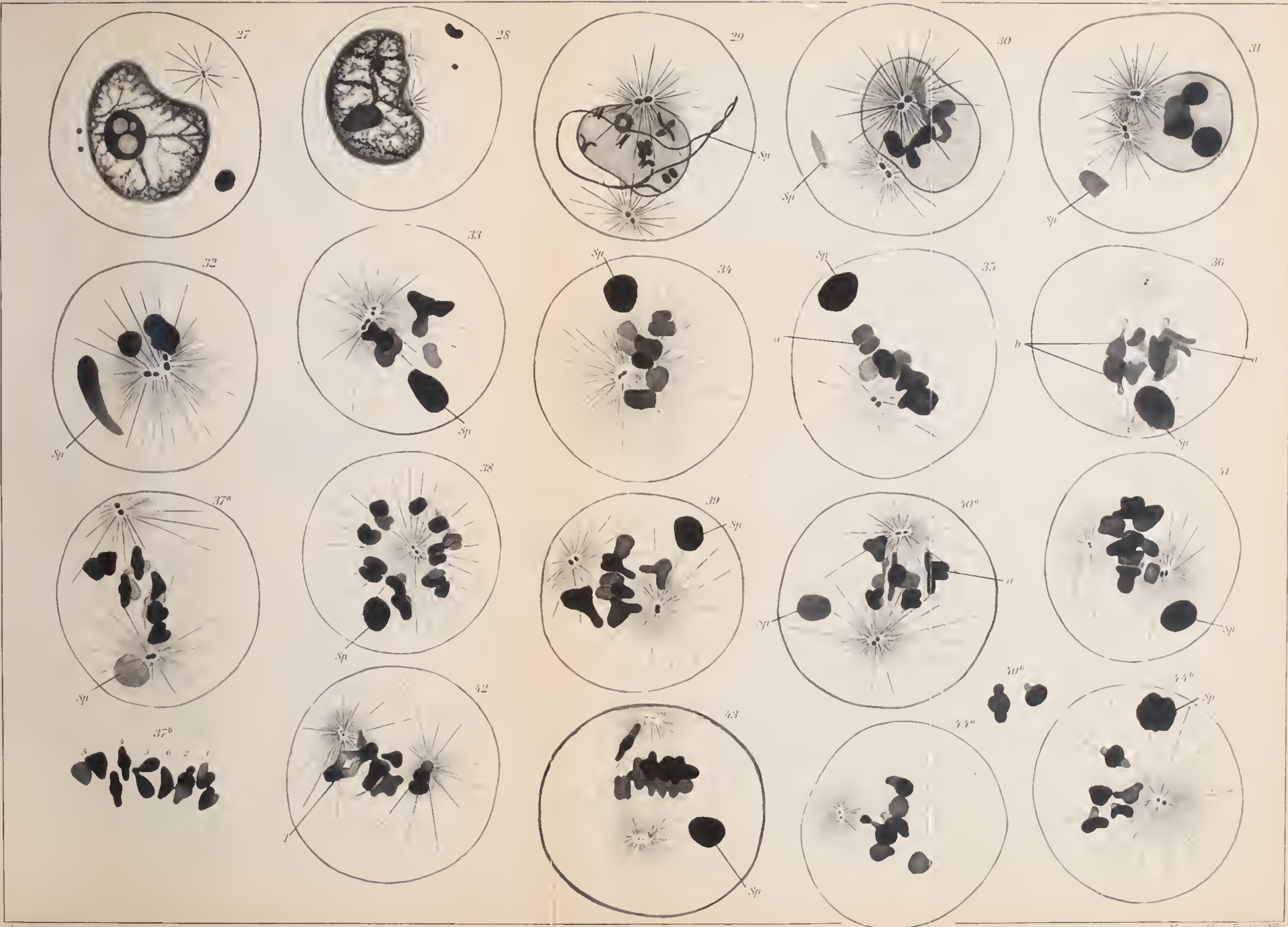
Fig. 50 u. 51. Prophase. Das Chromatin des ersten Richtungskörpers liegt noch in der Ovocyte.

Fig. 52 u. 53. Anaphase. Der erste Richtungskörper (*RI*) ist ausgestoßen. Das Chromatin des zweiten Richtungskörpers (*R II*) liegt noch in der Ovocyte.

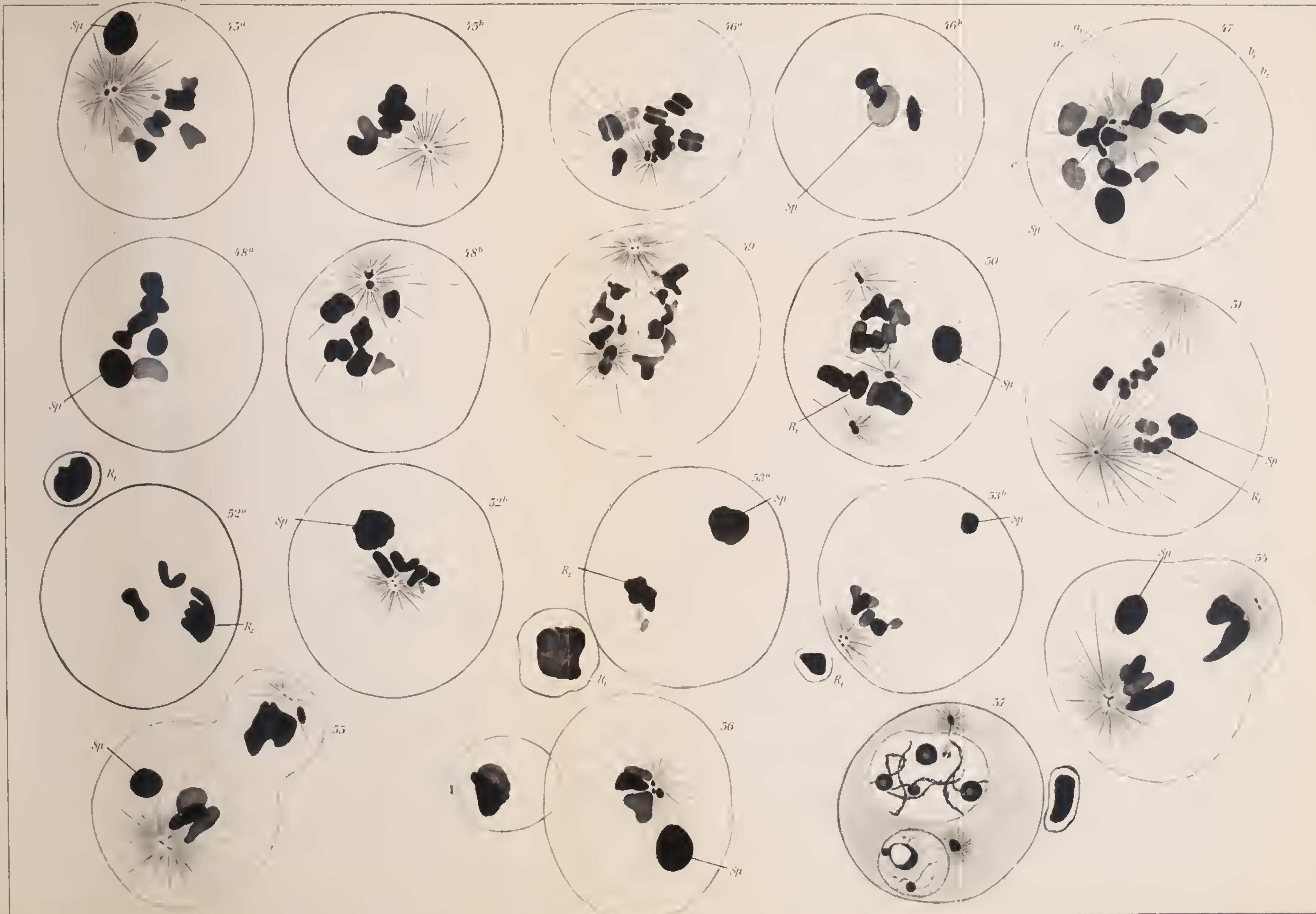
Fig. 54—56. Bildung der Richtungskörper.

Fig. 57. Vorkernstadium. Der eine Vorkern zeigt sechs Chromosomenanlagen.


1
2
3a
3b
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
A
18
N
D
19
N
D
20
N
D
21
A
D
Sp
22
Sp
A
23a
Sp
N
23b
24
N
25
T
A
26
N
Sp



Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig



Werner u. Winter, Frankfurt M.

A propos du travail de M. Duesberg: "Nouvelles recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales"[1]).

Par

J. van Mollé.

Je dois aux lecteurs des Archives quelques mots de réponse à cet article: l'auteur me consacre son Appendice II.

Mon intention n'est pas de reprendre l'ensemble des faits susceptibles d'élucider la question qui nous divise: M. Duesberg s'est lui-même en effet «borné à faire la critique des conclusions principales» de mon dernier travail, et le lecteur a dans les travaux parus tous les éléments du litige.

Lorsque, par exemple, m'appuyant sur le texte de M. Duesberg «Le centriole proximal et le fragment antérieur du centriole distal sont réunis par une substance transparente» (p. 62 de sa thèse: La spermatogénèse chez le Rat) j'opine que les observations de M. Duesberg aussi prouvent qu'à un stade donné chez le rat «des centrioles» font un seul et même tout (p. 15 de mon mémoire «La manchette dans le spermatozoide des Mammifères» La Cell XXVI, 1910), le lecteur peut juger du légitime étonnement de M. Duesberg.

Lorsque M. Duesberg dans cette même thèse écrit (p. 80) «je me demande si ce que V. Mollé prend pour la coupe de la membrane n'est pas un filament tendu de chaque côté entre le centriole proximal et le fragment antérieur du centriole distal, comme c'est le cas chez le cobaye par exemple» et que dans le travail mentionné à l'en-tête de cette réponse M. Duesberg s'étonne de ce que je lui attribue la paternité de

---

[1]) Arch. f. Zellf. Bd. VI. H. 1.

ces filaments, traite tout ce paragraphe de roman et se dit édifié sur la fidélité de mes citations, le lecteur encore une fois peut juger.

Lorsque, afin de prouver que le testicule du rat est un objet excellent pour l'étude de la spermiogénèse, M. Duesberg dit qu'il a fait lui-même la spermatogénèse complète d'après ce materiel, alors qu'il écrit dans cette étude à propos de la manchette «Il m'a été impossible d'observer chez le rat, son origine aux dépens de filaments» (p. 52) et qu'à la page 69 oubliant cet aveu d'impuissance «il maintient absolument (cette) description». le lecteur encore toujours peut juger.

Lorsque . . .

Mais, je pense avoir montré suffisamment qu'il existe dans ce qui a été écrit, les éléments suffisants pour règler le différent, et il n'appartient pas aux partis d'en être les juges.

Si je réponds, c'est plutôt, parce que je tiens à protester contre le procédé de M. Duesberg et le ton de sa critique. Cet appendice a tout l'air d'une polémique personelle, au lieu d'être une discussion objective et sereine, tel qu'il convient qu'en entame un homme de science comme M. Duesberg. Traiter ceux qui ne partagent pas son opinion, de manque de fidélité dans les citations. (nous venons de voir dans quelles circonstances) parler de roman, de nombreuses erreurs, tout en ajoutant qu'on ne veut pas les relever, parler dans ces conditions d'insuffisance de l'observation et de la technique: tout cela sont des procédés dignes, tout au plus, d'un journaliste et que je n'avais jamais cru, qu'ils puissent se renconter dans un échange de vue entre observateurs. Je regrette infiniment que M. Duesberg se soit engagé dans cette voie et je n'ai nullement l'intention de l'y suivre.

Je dois pourtant faire suivre cette protestation de quelques détails complémentaires, qui permettront de mieux saisir la partie du P. S. que M. Duesberg consacre à notre entrevue d'Anvers; pour ce fait aussi il faut qu'on entende l'autre cloche.

J'avais proposé à M. Duesberg, d'apporter ses préparations au Congrès des Anatomistes de Bruxelles (7—11 Août); j'aurais apporté les miennes au Congrès d'Anvers. Je lui demandai en conséquence à quel jour et à quelle heure nous pourrions nous rencontrer à Bruxelles. La réponse à cette proposition me toucha datée du 22 Août (onze jours après le Congrès): N'ayant rien à démontrer sur la manchette M. Duesberg avait jugé inutile (dit-il dans sa lettre) de m'y convoquer. Pourtant au programme du Congrès, que j'ai eu plus tard entre les mains, M. Duesberg était inscrit pour des démonstrations; je pense donc qu'il était à Bruxelles, qu'il lui aurait été bien facile d'ap-

porter ses préparations de spermiogénèse et de m'inviter à y venir pour les voir.

M. Duesberg en même temps qu'il me donne ce prétexte comme réponse, demande la date et l'heure de ma démonstration à Anvers. Je l'invite et au jour fixé M. Duesberg était là, il n'avait pourtant apporté lui-même aucune préparation; au moins il n'en a pas exhibée. Nous disposions d'un objectif à imm. hom. $^1/_{12}$ de Reichert et d'un oculaire comp. 4. Je jugeai la puissance de l'instrument insuffisante pour des demonstrations de spermiogénèse; d'après M. Duesberg cela suffisait amplement. Je cherche donc des endroits dans mes préparations où, même à ce faible grossissement, on pouvait voir les hernies nucléaires, origines de la manchette et à différentes reprises, l'appréciation de M. Duesberg, donnée devant les membres du congrès, assistant aux travaux de cette section, a été: «Il y a quelque chose, mais ce n'est pas démonstratif». Il y a quelque chose. Pourquoi alors M. Duesberg dans son dernier article remplit-il une demie page de ronflantes périodes, pour apprendre à tout le monde qu'il n'a absolument rien vu.

Il y a plus: à un moment donné M. Duesberg, au milieu des congressistes dont il etait l'hôte, s'emporte, disant que je lui fais traverser la moitié de la Belgique, alors que je n'ai rien à lui montrer. Mais enfin, M. Duesberg déclarait le microscope suffisant; et si mes préparations ne lui montraient rien, il avait plutôt de quoi se réjouir; sa mauvaise humeur ne pouvait donc s'expliquer que parcequ' «il y avait quelque chose» et tout le reste n'était que prétexte.

Afin de montrer à M. Duesberg que mes préparations sont démonstratives aussi, et lui enlever tout prétexte de mécontentement, je lui propose alors de m'accompagner chez moi, à Malines, où je dispose d'une imm. hom. 1,5 mm Koristka, gross. spécif. 166 et d'un oculaire comp. 12. Malines se trouve située sur la ligne de retour de M. Duesberg: Il me répond qu'il est trop tard et que s'il s'arrête en route il ne pouvait plus rentrer le jour même chez lui: je lui offre l'hospitalité jusqu'au lendemain: Il doit être de retour à Verviers le même jour à huit heures.

Le lecteur peut maintenant apprécier l'incident d'Anvers: il peut voir comment à plusieurs reprises M. Duesberg s'est dérobé, alors qu'il lui aurait été si facile de me montrer ses préparations qu'il dit parfaites; comment quelques coups d'œil lui ont suffi pour trouver les miennes détestables, et comment après avoir avoué que dans ces mauvaises préparations «il y a quelque chose» il s'est refusé à examiner plus à fond, alors que je lui en offrais l'occasion, la portée de ce qu'il y a.

Je finis: Après ceci je ne m'occupe plus de cette polémique. M. Duesberg peut répondre à ces deux pages; il peut me confondre, fut-ce même avec une de mes propres préparations d'ecureuil, pourtant si mauvaises, que je lui ai envoyées à cette fin, au mois d'Octobre dernier. M. Duesberg sera pour moi comme s'il n'existait plus.

2 Février 1911.

Referate.

Bersch, W. Hefen, Schimmelpilze und Bakterien. Eine Darstellung der Lebensbedingungen, Eigenschaften und Verwendung der technisch wichtigen Mikroorganismen in der Praxis. VIII. 462 S. Chem. techn. Bibl. B. 333. Wien u. Leipzig, A. Hartleben.

Das Büchlein ist in erster Linie für den Praktiker bestimmt und so nimmt die Beschreibung der Anwendung der Hefe in der Technik die Hälfte des Buches ein. Für den Biologen kommt nur die erste Hälfte in Betracht. Es werden in gemeinverständlicher Form die Gärungsorganismen, Schimmelpilze, Hefepilze, Bakterien besprochen, ferner die Chemie der Gärungen und die Reinkultur der Gärungsorganismen. Das Buch dürfte geeignet sein, in die Elemente dieser Wissenschaft einzuführen.

R. Goldschmidt.

Keibel, F. und F. P. Mall. Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. I. Bd. Leipzig, S. Hirzel. 1910.

Von dem in glänzender Ausstattung vorliegenden Werk dürften die Leser dieser Zeitschrift zunächst die ersten von Keibel bearbeiteten Abschnitte über die Geschlechtszellen und die Befruchtung interessieren, wenn auch da auf das menschliche Objekt bezügliche Mitteilungen in den wesentlichen Punkten noch fehlen. Weder ist bekannt, wo das Ei seine Richtungskörper bildet, noch wie es geschieht, noch ob und wie eine Chromosomenreduktion stattfindet. Natürlich ist es mehr als wahrscheinlich, daß die Vorgänge sich nicht wesentlich von denen bei andern Säugetieren unterscheiden werden. Das Vorhandensein einer Mikropyle hält K. für ausgeschlossen. Besser bekannt sind die Verhältnisse der Samenzelle, in deren Schilderung K. sich an Meves anschließt. Die normale Chromosomenzahl wird mit Duesberg auf 24 festgesetzt. Auch die abnormen Spermien werden im Anschluß an Broman abgehandelt. Die Lebensfähigkeit der Spermien beträgt in der Leiche mehrere Tage, in der Scheide nach Bossi 12—17 Tage. Auch in vitro ließen sich Spermien 8 Tage lang halten. Die Zahl der befruchtungsfähigen Eier beträgt nach Hensen etwa 200, während der Mann 340 Billionen Spermien produziert. Über die Befruchtung des menschlichen Eies ist nichts bekannt; sie dürfte im Anfangsteil der Tube stattfinden, ausnahmsweise aber auch im Ovar. Von der Furchung ist ebenfalls nichts bekannt.

R. Goldschmidt.

Prenant, A. et Bouin, P. Traité d'Histologie. Tome II. Histologie et Anatomie microscopique. XL 1200 p. 572 Fig. Paris, Masson & Co. 1910. Preis 50 Fr.

Von Prenants und seiner Mitarbeiter monumentalem Lehrbuch der Histologie ist soeben der 1200 Seiten starke zweite Band erschienen, der die eigentliche Histologie

und mikroskopische Anatomie behandelt, nachdem der erste kaum weniger umfangreiche Band die allgemeine und spezielle Cytologie behandelt hatte. Wiewohl für die Leser dieser Zeitschrift der neue Band von geringerem Interesse ist, da er fast ausschließlich die ganz spezielle Histologie der Wirbeltiere gibt, sei doch hier auf dieses Werk aufmerksam gemacht. Finden sich doch auch in den allgemein cellulären Einleitungen, die jedem Kapitel vorausgehen, eine Fülle von cytologischen Tatsachen niedergelegt, nicht minder innerhalb der Spezialschilderungen bei Besprechung der die Gewebe zusammensetzenden Zellelemente, z. B. bei den Kapiteln über Blutorgane, Drüsen, Darm, Nervensystem und Geschlechtsdrüsen. Die zahlreichen, teils farbigen Abbildungen sind größtenteils Originale und meist sehr schön und instruktiv. Es dürfte wohl in der internationalen Literatur kein Werk geben, das geeigneter erscheint, den Studierenden wie den Forscher knapp und doch wieder höchst ausführlich in irgendeine Frage der speziellen Histologie einzuführen. Die Unsumme von Arbeit, die in dem Buch steckt, muß bewundernd anerkannt werden.

R. Goldschmidt.

Schuberg, A. Zoologisches Praktikum. I. Bd. Einführung in die Technik des zoologischen Laboratoriums. 449 S. 177 Abb. Preis 11 Mk.

Auf Schubergs speziell für Studierende bestimmtes Praktikum sei hier nur kurz hingewiesen, weil es in diesem ersten methodologischen Band aus den reichen Erfahrungen des Verf. im Gesamtgebiet der zoologischen Technik manches mitteilt, was auch dem selbständigen Forscher bei seinen Arbeiten förderlich sein kann.

R. Goldschmidt.

Robertson, M. and Minchin, E. A. The Division of the Collar-Cells of *Clathrina coriacea* (Montagu): A Contribution to the Theory of the Centrosome and Blepharoplast.

Nachdem Minchin in einer früheren Arbeit (Zool. Anz. Bd. XXXV, Nr. 8) gezeigt hatte, daß die Geißeln sowohl der rhizoplasthaltigen, als der rhizoplastlosen Kragengeißelzellen der Spongien ursprünglich mit dem Kern in Verbindung stehen und sich in ihrer ersten Entstehung von ihm ableiten, untersuchten die Verf. in dieser neuen Arbeit die Teilungsvorgänge erwachsener (rhizoplastloser) Kragengeißelzellen. Die Teilung beginnt hier mit einem aktiven Emporrücken des Kernes zur Zelloberfläche; das Basalkorn (der »Blepharoplast«, der Verf.) tritt entweder gleich mit ihm in Verbindung oder rückt, sich hantelförmig teilend, an dessen Seitenpole herab. Das eine Ende des Basalkorns behält dabei die Geißel bei, die aber über kurz oder lang im Plasma eingeschmolzen wird. Nun teilt sich der Kern mitotisch, wobei die an den Spindelpolen gelegenen Basalkörper sich als Centrosomen erweisen. Auf dem Stadium der Äquatorialplatte beginnen aus ihnen allmählich die neuen Geißeln auszuwachsen. Die Feststellung der centrosomalen Natur der Basalkörper hier ist von prinzipieller Wichtigkeit, da sich dadurch die Kragengeißelzellen mit den Flagellaten (Hartmann und Chagas) vergleichen lassen, während bei der Flimmerzellenteilung gesonderte Centrosomen tätig sind und die Basalkörper mit diesen nichts gemein haben (Wallengren, Erhard). Bei ersteren trifft die Henneguy-Lenhossék'sche Theorie zu, bei letzteren nicht.

Erhard.

On Variations in Chromosomes.

By

Charles Edward Walker,

Director of the Research Department, Glasgow Cancer Hospital, Glasgow.

With 1 Figure in the text.

The most closely related organisms vary from each other in at least a slight degree with regard to many if not all characters, and the most superficial of examinations demonstrates the fact that no two cells, even though they both form part of a highly differentiated organ of an animal or plant, are exactly alike. The observations here described were undertaken in order to ascertain whether similar variations occur among chromosomes.

The only observations having any bearing upon this point are those of T. H. Montgomery, jr.[1]) and E. B. Wilson[2]). These show that in the Meiotic Phase (process of reduction) there may be considerable variations with regard to the mode of conjugation of chromosomes. Montgomery has also shown that supernumary chromosomes may be occasionally present in the cells of the testis of *Euchistus.* No changes in size or shape are recorded.

Montgomery and Wilson deal with the modified chromosomes which have been described as occurring in the cells of certain animals,

[1]) "A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa". Trans. Amer. Phil. Soc. XX. 1901.

"Chromosomes in the Spermatogenesis of the Hemiptera heteroptera". Ibid. XXI. 1906.

"On the Dimegalous Sperm and Chromosomal Variation of Euchistus, etc." Archiv für Zellforschung. V. Band. 1. Heft. 1910.

[2]) "Studies on Chromosomes, I." Journ. Exp. Zool. Vol. II. 1905.

and upon which the determination of sex is supposed by several writers[1]) to depend. These chromosomes have been variously called "accessory", "lagging", "heterotropic", "sex chromosomes", "diplosomes", "gonochromosomes", "idiochromosomes" and "microchromosomes". They have been demonstrated in a considerable number of animals, but they apparently do not exist in the great majority. In the present contribution an attempt is made to deal with chromosomes of an ordinary kind that are found in certain cells of the organism always, and not with a special form which is found only in the cells of particular animals and of individuals of one sex and not in those of individuals of the opposite sex. In fact, it is hoped that the evidence produced here is favourable to the hypothesis that variations occur constantly among chromosomes just as they occur in organisms as a whole.

It would be impracticable under present conditions, to demonstrate variations among chromosomes in somatic cells, for in the cells of the vast majority of organisms one chromosome is so much like another that it would be impossible to discriminate between them. In the first Meiotic (heterotype) division, however, in most of the organisms I have investigated, distinct and unmistakable chromosomes appear with the greatest regularity, both with regard to forms and the number of chromosomes assuming each particular form[2]). Even in these cases great difficulties are encountered when any attempt is made to make observations which are sufficiently accurate to demonstrate without risk of error a definite variation in the form and size of these Meiotic chromosomes. In most organisms the chromosomes are so small that even when a high power is used, the depth of focus is sufficient to take in the whole chromosome in spite of its position, and hence any difference in its position in relation to the optical axis will produce an apparent change in shape.

The observations here described were made upon cells from the testes of *Triton* and *Lepidosiren*[3]). In the Meiotic cells of these animals the chromosomes are so large that the difficulty with regard

---

[1]) McClung, C. E., Biol. Bull., III, 1902; Stevens, N. M., Zool. Jahrb. Anat. u. Ont. XVIII, 1903; Journ. exper. Zool. III and IV, 1908; ibid. VI, 1909; Lefevre and Mc Gill, Amer. Journ. Anat. VIII, 4, 1908; Wilson, E. B., Journ. Exp. Zool. Vol. II, 2 and 4, 1905; ibid. Vol. III, 4, 1906; ibid. Vol. VI, 1 and 2, 1909.

[2]) Baumgartner, Biol. Bull. 1904; Moore and Arnold, Proc. Roy. Soc. 1906.

[3]) I am indebted to Dr. W. E. Agar, Zoological Department, Glasgow University, for the slides of the testis of *Lepidosiren* which enabled me to make the observations and without which the results obtained from *Triton* would have been unsupported.

to a tilted position altering the form of the chromosome may be practically eliminated. A reference to the plate will show that chromosome A is rarely less than $6\,\mu$ long, chromosome B never less than $8\,\mu$ and chromo-



A. 1—22. Various forms of a chromosome in the Meiotic cells of the testis of *Triton.*
B. $23x + 23y$. Perspective views of another Chromosome in the Meiotic cells of *Triton.*
24—27. Profile views showing Variations in the same Chromosome.
$28x + y$. The only other chromosome in the Meiotic cells of the testis of *Triton* which at all resembles 23—27 in profile. x represents a form approaching the most common. y is this form given as typical by Moore & Arnold.
C. 29—44. Variations in a chromosome in the Meiotic cells of the testis in *Lepidosiren.*
D. 45—55. Variations in another chromosome in the Meiotic cells of the testis of *Lepidosiren.*
$45x$ is a front view of this chromosome showing its great thickness. The rest are profile views.

some C never less than $9\,\mu$. The peculiar shape of chromosome D and its great thickness (see Fig. D $45x$) make it clear that a very little tilting

would at once be evident. The combination used was a Zeiss 2 mm apochromat lens with a Nr. 8 compensating ocular, of which the depth of focus giving sharp definition is not more than 0.7 μ. The chromosomes illustrated were drawn with an Abbe drawing apparatus, and none were drawn except those of which the whole outline came sharply into focus at the same time; therefore the distortion from tilting cannot have exceeded 0.7 μ in any case. When it is considered that in the cases of these chromosomes the length is hardly ever less than 7 μ and in some as much as 18 μ, it will be realised that the modifications in shape produced by differences in the angles of presentation can have been but very slight. Moreover, many of the differences are such that no optical distortion due to the angle of presentation would have produced them, nor can they all be due to differences in the stage of mitosis at which fixation took place[1]). In the case of each form illustrated, the chromosomes were in cells, not only from the same testis, but from the series of sections on the same slide. The scale shown on the margin of the plate was arrived at by substituting a stage micrometer for the slide bearing the sections, after a chromosome had been drawn, and marking off the lines of the micrometer by means of the Abbe drawing apparatus, without altering the position of the board or anything else. The particular profile views of each chromosome were chosen as being those which would make any tilting least likely to be admitted accidentally, and which would best show natural modifications in shape. It might possibly be supposed that in some instances a chromosome of another shape has been given as a modification of chromosome *B* in *Triton*. The only other chromosome occurring in this animal for which the profile view of *B* might be mistaken is shown in fig. 28 x. This chromosome (fig. 28 x) is figured by Moore and Arnold as shown in fig. 28 y, but I have found the former shape to be far more commonly approached though forms similar to the latter are to be found occasionally in the same slide. It will be seen that the difference in size makes any mistake extremely improbable, quite apart from the differences in shape. Views of chromosome *B* which are not in profile are given in figs. 23 x and 23 y, but only to illustrate the shape of the whole. In the case of each form given, the first drawing is the typical, the most symmetrical or perfect, while the rest are treated as modifications of this shape, without any suggestion being implied that one is more common than the other. It may be mentioned, however, that shapes similar

---

[1]) Compare fig. 1 with 2, 3, 4, 19, and 21 and fig. 29 with 37, 41 and 42.

to those shown in figs. 3, 6, 27 and 37, were not found so frequently as the others. No two chromosomes were ever found to be exactly alike.

It has been suggested that the chromosomes may be the bearers of some of the hereditary characters but not of others [1]). Racial characters, that is characters which are found in all the individuals forming a race of animals or plants, cannot be borne by individual chromosomes because the chromosomes are distributed in an alternative manner to the gametes before fertilization. If a racial character were represented in a chromosome or part of a chromosome, 25% of all the individuals in each generation would lack that character, while 25% would have it doubled. This does not happen. Individual characters, it is claimed on the other hand, are transmitted in an alternative manner just as the chromosomes are distributed to the gametes, and are probably borne by individual chromosomes or parts of chromosomes. The characters which are transmitted according to the law of Mendel are claimed as individual characters. In the great majority of Mendelian experiments domesticated animals or plants have been dealt with, and characters which have been the subjects of the experiments have been simply individual variations or characters exaggerated by man's selection. Man has at the same time always selected variability. The few cases of Mendelian experiments with natural races seem to show that local variants give Mendelian results while geographically separated races of the same species when crossed show blending of the characters in which they differ [2]).

If the chromosomes are the bearers of individual variations as I have suggested, then the establishment of the fact that chromosomes vary constantly in form and size takes us one step further towards the origin of variations. The mingling of different chromosomes in fertilization (*Amphimixis*) may produce new combinations of already existing characters in the off-spring; it cannot possibly produce new variations. Montgomery says, with regard to his observations referred to above, "Such variations in the behaviour of germ cell chromosomes might well be the basis of congenital variations. And a form such as *Euchistus*, that exhibits chromosomal variation in a fairly large percentage of cases,

---

1) C. E. Walker, "Hereditary Characters and their Modes of Transmission". Edward Arnold, London. 1910.

2) Prout and Bacot. Proc Roy. Soc. B. Vol. LXXI. 1909; Entomologist's Record, XV and XVI; Trans. Entomological Soc., London, 1906; Proc. Entomol. Soc. Lond., 1907; C. E. Walker, op. cit. 1910.

might well be in a period of species formation"[1]). It is difficult to understand how any difference in the behaviour of a chromosome could affect a character conveyed by it, but that an alteration of shape or size might do so seems clear enough. Constant and continual variations among chromosomes would also account for the constant and continual variations that appear in animals and plants, without necessitating recourse to the mutation theory and the assumption that variations occur only in epidemics at intervals, species only arising during these epidemics.

---

[1]) "On the Dimegalous Sperms and Chromosomal Variations of *Euchistus*, etc." Archiv f. Zellforschung. Bd. V. H. 1. 1910.

Über die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden.

Von

Karl Amma.

(Aus den Zoologischen Instituten der Technischen Hochschule Stuttgart und der Universität Tübingen.)

Mit 25 Textfiguren und Tafel XXVII—XXX.

Einleitung.

Es ist bis jetzt eine ganze Reihe von Beobachtungen bekannt geworden, wonach bei vielen Tieren, und zwar sowohl bei Wirbeltieren als auch bei Wirbellosen, in sehr frühen Entwicklungsstadien eine besondere Primitivanlage der Geschlechtsorgane vorhanden ist.

In allen derartigen Fällen tritt uns eine solche Primitivanlage in Gestalt von zwei oder auch mehreren Zellen, den »Urgeschlechtszellen«, entgegen, welche sich durch ihre jeweils ganz bestimmte Lage im Embryo, durch ihre Größe, durch besondere Kernstruktur, sowie noch durch verschiedene andre cytologische Merkmale vor den Somazellen auszeichnen. Diese Urgeschlechtszellen, welche als die noch indifferente Anlage der Keimdrüse aufzufassen sind, persistieren längere oder kürzere Zeit im Embryo, bis aus ihnen in einem späteren Entwicklunsgstadium durch Teilung die definitiven und geschlechtlich differenzierten Geschlechtsorgane, die Hoden und Ovarien, hervorgehen.

Zahlreich sind die Fälle, in denen sodann die Abstammung der Urgeschlechtszellen ganz genau ermittelt werden konnte. Bei solchen Formen ließ sich nachweisen, daß die Differenzierung der Genitalzellen oft schon während der ersten Furchungsteilungen sich geltend macht, indem eine Furchungszelle, die Stammzelle der Geschlechtszellen, sich durch besondere Merkmale von den übrigen Furchungszellen unter-

scheidet, und von welcher dann eine direkte Zellfolge, die »Keimbahn«, zu den Urgeschlechtszellen hinführt.

Derartige Beobachtungen von solch frühzeitigen Sonderungen der Keimzellen zeigen also, daß bei diesen Formen die Geschlechtszellen nicht aus der Umwandlung von somatischen Zellen hervorgehen, sondern daß sie vollständig unabhängig von diesen entstehen.

Unter den Wirbeltieren sind es namentlich die Selachier und Teleostier, welche sich durch besonders frühe Sonderung ihrer Keimzellen auszeichnen. Eigenmann (1897) fand bei einem Teleostier (*Cymatogaster aggregatus*), daß sich hier die Genitalzellen bis auf Furchungszellen fünfter Generation zurückverfolgen lassen.

Für die Wirbellosen liegen zahlreiche Beobachtungen einer frühen Differenzierung der Keimzellen vor.

In dieser Richtung sind hauptsächlich die Ascariden berühmt geworden. Boveri (1887) machte uns zuerst beim Pferdespulwurm, *Ascaris megalocephala*, mit der Entwicklung der Keimzellen dieser Formen bekannt.

Bei *Ascaris megalocephala* beginnt bereits beim Übergang vom II- zum IV-Zellenstadium die Sonderung in Körper- und Keimzellen, indem diejenigen Zellen, die zu Körperzellen werden, bei der Teilung der bekannten Chromatindiminution unterworfen sind, während in den Keimbahnzellen, also in den Zellen, die in direkter Folge zu den Urgeschlechtszellen führen, sich die ursprüngliche Chromatinmasse unvermindert erhält.

Weitere Angaben von sehr frühen Anlagen der Keimdrüsen beziehen sich auf viele Vertreter der Gliedertiere.

Hierher sind zahlreiche Dipteren (*Chironomus*, *Cecidomyia*, *Miastor* usw.), ferner viele Aphiden zu rechnen. Bei den Dipteren kommt es zur Bildung von sogenannten Polzellen. Speziell bei den Cecidomyiden (Metschnikoff 1866 und Kahle 1908) sondert sich sehr früh noch vor Ausbildung des Blastoderms am hintern Eipole eine Zelle ab. Diese Zelle, die sich durch ihre Größe und körnige Beschaffenheit ihres Plasmas auszeichnet, und die als Urgeschlechtszelle aufzufassen ist, liefert durch Teilung die Polzellen, welche später ins Innere des Embryos verlagert werden, wo sie alsdann den Geschlechtsdrüsen ihre Entstehung geben.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie bei den Dipteren finden sich bei den Blattläusen.

Unter den Crustaceen sind ebenfalls verschiedene Formen durch besonders frühe Entwicklung ihrer Genitalzellen bekannt geworden.

Zunächst hat Grobben (1879) für *Moina* eine sehr frühe Anlage der Geschlechtszellen konstatieren können, indem schon auf dem XXXII-

Zellenstadium die Stammzelle der Urgenitalzellen sich von den übrigen Zellen absondert.

Sodann hat Häcker (1892) bei *Cyclops* das Auftreten der Genitalanlage schon gegen das Ende der Furchung feststellen können, eine Beobachtung, die später (1898) von Pedaschenko bei einem parasitischen Copepoden (*Lernaea*) ebenfalls gemacht wurde.

Später beschrieb dann Häcker bei zwei Copepoden, zuerst (1897) bei einer *Cyclops*-Art, *C. viridis* (*C. brevicornis*), und später (1903) auch bei einer *Diaptomus*-Art, *D. denticornis*, eine äußerst frühe Differenzierung der Geschlechtszellen.

Speziell bei *C. viridis* ist der Weg der Keimbahn schon von der ersten Furchungsteilung ab gekennzeichnet. Es ist dies der einzige, bis jetzt bekannte Fall, bei dem sich eine derart frühe Sonderung der Keimzellen in regelmäßiger Weise geltend macht.

Bei dieser Form tritt nämlich im Verlauf der ersten Furchungsteilung in der Umgebung des einen Spindelpols im Plasma eine Ansammlung von mehr oder weniger großen, rundlichen Körnchen auf. Diese Körnchen, die von Häcker als »Außenkörnchen« oder »Ectosomen« bezeichnet wurden, werden bei der Durchschnürung der Eizelle nur der einen Tochterzelle zugeteilt. Während der Ruhepause des Kernes verschwinden die Körnchen, treten aber bei der nächsten Teilung in einer der Zellen, und zwar wiederum nur in der einen Zellhälfte, wieder auf.

Dieser Vorgang wiederholt sich bei den nächsten Furchungsteilungen noch mehrmals, wobei die Zelle, in welcher bei der Teilung die Körnchen einseitig hervortreten, noch ein weiteres Merkmal aufweist, nämlich eine zunehmende Verlangsamung der Teilungsgeschwindigkeit gegenüber der der übrigen Zellen, so daß die körnchenführende Zelle in der Kernteilung hinter den andern erheblich zurückbleibt.

Im Blastulastadium findet man zum letzten Male eine Zelle, in welcher solche Körnchen bei der Zellteilung auftreten, nur sind sie hier nicht mehr auf die eine Zellhälfte beschränkt, sondern sind im ganzen Zellraume zerstreut. Die Produkte dieser letzten Körnchenzelle repräsentieren die beiden Urgeschlechtszellen, aus denen dann in einem viel späteren Entwicklungsstadium — erst nach dem Larvenstadium — sich durch Teilung die Genitaldrüsen bilden.

Häcker suchte nun zu beweisen, daß die neue körnchenführende Zelle immer von dem Teilprodukt abstammt, welches bei der Teilung die Körnchen erhält; die Körnchenzellen würden also die direkten Etappen der Keimbahn darstellen.

Da nun alle diese Verhältnisse zunächst nur an einem Objekt untersucht wurden, so blieb eine ganze Reihe von Punkten unaufgeklärt.

Es sollte vor allem festgestellt werden, ob diese Ectosomen eine allgemeine Erscheinung bei der Differenzierung der Keimzellen der Süßwasser-Copepoden sind.

Sodann blieb noch unklar, in welche Kernteilungsphase das erstmalige Auftreten der Körnchen fällt, wie sie sich im weiteren Verlaufe der Zellteilung verhalten, und ob sie während der Kernruhe wirklich wieder verschwinden.

Ferner waren die Vorgänge bei der Bildung der zwei definitiven Urgeschlechtszellen im Blastulastadium noch nicht mit voller Sicherheit klargelegt.

Weiterhin erschien es wünschenswert, noch einmal genaue Untersuchungen darüber anzustellen, ob die Körnchen bei der Teilung der Keimbahnzelle der neuen Keimbahnzelle selbst oder deren Schwesterzelle überliefert werden.

Endlich war über das eigentliche Wesen der Körnchen insofern noch keine rechte Klarheit erzielt worden, als es dahingestellt bleiben mußte, ob die Körnchen wirklich durch Umwandlung der Nucleolen des Mutterkerns ihre Entstehung nehmen.

In seiner späteren Arbeit (1903) hat nun Häcker bei *Diaptomus denticornis* noch einmal versucht, namentlich diese zwei letzten Punkte ihrer Lösung entgegenzuführen. In dieser Arbeit gelangte er zu der Ansicht, daß nicht das körnchenführende Produkt bei der Teilung zur neuen Keimbahnzelle wird, sondern jeweils das körnchenfreie.

Über das Wesen der Körnchen spricht er sich, ohne aber ein abschließendes Urteil abzugeben, dahin aus, daß die Körnchen nicht die direkten Umwandlungsprodukte der Nucleolen des Mutterkerns seien, sondern daß sie »ähnlich wie die Nucleolen, temporäre, nicht strukturierte Abscheidungen oder Zwischenprodukte des Kern-Zelle-Stoffwechsels darstellen, die in ganz bestimmten Zuständen der Zelle zur Abscheidung gelangen, beziehungsweise wieder aufgelöst werden«.

Auf Veranlassung von Herrn Prof. Dr. V. Häcker übernahm ich nun die Aufgabe, diese Punkte unter vergleichender Heranziehung möglichst verschiedener Formen und unter Anwendung neuer Untersuchungsmethoden aufzuklären, um die Möglichkeit zu schaffen, diese Beobachtungen für die Verwertung bei der Lösung genereller biologischer Probleme bereitzustellen.

Die Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Technischen Hochschule in Stuttgart begonnen und im Zoologischen Institut der Universität

Tübingen weitergeführt und vollendet. Es drängt mich, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. V. Häcker, für seine jederzeit bereitwillige Unterstützung und für sein lebhaftes Interesse, das er meinen Untersuchungen entgegenbrachte, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Ebenso bin ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Blochmann für sein freundliches Entgegenkommen und für so manchen wertvollen Rat zu großem Dank verpflichtet.

Material und Methoden.

Als Untersuchungsmaterial dienten mir Vertreter von vier Genera. Was die Bezeichnung der Species anbelangt, so habe ich mich an die von Schmeil (1892, 1893 und 1896) gegebene angelehnt.

Ich habe folgende Arten untersucht:

von der Gattung *Cyclops*:

Cyclops fuscus Jurine,
Cyclops albidus Jurine,
Cyclops fuscus var. *distinctus* Richard,
Cyclops viridis Jurine,
Cyclops strenuus Fischer,
Cyclops insignis Claus,
Cyclops Leuckarti Claus,
Cyclops Dybowskii Lande,
Cyclops bicuspidatus var. *odessana* Schmankewitsch,
Cyclops gracilis Lilljeborg,
Cyclops vernalis Fischer;

von der Gattung *Diaptomus*:

Diaptomus coeruleus Fischer,
Diaptomus castor Jurine,
Diaptomus gracilis G. O. Sars.;

von der Gattung *Canthocamptus*:

Canthocamptus staphylinus Jurine;

von der Gattung *Heterocope*:

Heterocope saliens Lilljeborg.

Die meisten dieser Formen, welche ich in Tümpeln in der näheren und weiteren Umgebung Stuttgarts gefunden habe, sind während eines großen Teiles des Jahres in größerer Menge zu bekommen und wurden

behufs leichterer Gewinnung der jüngeren Eistadien während der Perioden ihrer lebhaftesten Fortpflanzung eingefangen.

Wie E. Wolf (1903) in seinen Untersuchungen über die Fortpflanzungsgeschichte unsrer einheimischen Copepoden gezeigt hat, gibt es Formen, welche man kontinuierlich fast das ganze Jahr über mehr oder weniger intensiv in Fortpflanzung begriffen antrifft, sogenannte perennierende Formen, und solche, welche ihre lebhafteste Fortpflanzungstätigkeit nur zu bestimmten Zeiten im Jahre entfalten, und zwar entweder nur einmal des Jahres, wie die monocyklischen Arten, oder zweimal, wie die dicyklischen, oder gar mehreremal, wie die polycyklischen. Die Feststellung dieser Verhältnisse kam mir nun beim Einfangen der Copepoden während ihrer Fortpflanzungsperioden sehr zustatten.

Wurde eine Art in lebhafter Fortpflanzung angetroffen, so wurden die Tiere mittels eines feinen Gazenetzes aus dem Tümpel herausgefangen und in einem Behälter von ungefähr 2—3 l Meßgehalt transportiert. Während die *Cyclops*- und *Canthocamptus*-Arten einen kürzeren oder längeren Transport ohne weiteres sehr gut bestehen, sind die Diaptomiden in dieser Beziehung viel empfindlicher. Sie müssen beim Transport äußerst sorgfältig behandelt werden, vor allem dürfen nicht zu viele Tiere in einem Behälter sein, und ebenso sind sie vor jeder Erschütterung zu bewahren.

Zu Hause wurden dann diejenigen Weibchen, die noch keine Eisäckchen gebildet hatten, aber kurz vor der Eiablage standen, — was leicht an den gefüllten, sehr dunklen Ovidukten zu erkennen ist — sowie eine Anzahl Männchen in besondere Aquarien mit weißem, für die Beobachtung günstigem Untergrunde gebracht. Bei genügender Nahrung (Fadenalgen und Pflanzendetritus) erfolgte die Eiablage ganz normal und bei manchen Arten oft so lebhaft, daß unter 100 Tieren oft 20 Tiere innerhalb einer Stunde ihre Eier ablegten.

Nach der Eiablage wurden die Weibchen, welche Eisäcke gebildet hatten, von den andern getrennt. Konservierte man dann die einzelnen Tiere mit ihren Eisäcken nach verschieden langen Zeiträumen (von der Zeit der Eiablage an gerechnet), so konnte man jedes beliebige Furchungsstadium bekommen. Auf diese Weise gelang es mir, alle Entwicklungsstadien, von dem Stadium der Richtungskörperbildung ab bis zum Larvenstadium, zu erhalten.

Als Fixierungsflüssigkeiten benutzte ich verschiedene Sublimat- und Osmiumsäuregemische.

Von Sublimatgemischen wurden angewandt: Das Gemisch von Gilson (Salpetersäure, Eisessig, Sublimat und Alkohol) und ein Sublimat-

Alkoholgemisch (3—4 g Sublimat auf 100 ccm 50%igem Alkohol), das vor Gebrauch auf etwa 40° C erwärmt wurde.

Bei beiden Flüssigkeiten erzielte ich für meine Zwecke sehr gute Erfolge. Namentlich ergab die Sublimat-Alkoholfixierung, die hauptsächlich Verwendung fand, mit nachfolgender Färbung mit Böhmerschem oder Delafieldschem Hämatoxylin eine sehr gute Darstellung der Zell- und Kernverhältnisse; besonders ist für die Untersuchung der Außenkörnchen diese Behandlungsweise sehr zu empfehlen.

Die Konservierung mit Sublimatgemischen erfordert eine Nachbehandlung mit einer Jodtinktur, um etwaige Sublimatkristalle, die sich sehr gerne in den Zellen bilden, und die dann der Untersuchung störend entgegentreten, zu entfernen.

Weniger gute Resultate konnte ich für meine Zwecke bei Fixierung mit Osmiumsäuregemischen verzeichnen.

Von diesen benutzte ich das Gemisch von Flemming (Chromosmiumessigsäure) und das vom Rathsche Gemisch (Pikrinosmiumessigsäure). Der Dotter nimmt bei diesen Fixierungen eine sehr spröde Beschaffenheit an, wodurch das Schneiden der Eier sehr erschwert wird. Sodann ist die daraufffolgende Färbung mit Hämatoxylin oder mit Anilinfarben (Safranin, Methylenblau, Gentianaviolett usw.) zur Darstellung für die Außenkörnchen durchaus nicht günstig. Da nämlich die Dotterkörner ebenfalls stark mitgefärbt werden, so werden die Ectosomen durch die gefärbten Dotterkugeln teilweise oder fast ganz verdeckt, und eine genaue Erkennung der Außenkörnchen als solche läßt sich kaum erzielen.

Aus diesen Gründen benutzte ich Osmiumgemische als Fixierungsmittel selten und hielt mich deshalb fast ausschließlich an Sublimat-Alkoholfixierung, die sich für meine Untersuchungen bei weitem besser bewährte.

Unter den Farbstoffen erwies sich Hämatoxylin nach Böhmer oder nach Delafield als das geeignetste Färbemittel. Gewöhnlich wurden die Schnitte überfärbt und dann mit saurem und ammoniakalischem Alkohol nachbehandelt.

Anilinfarben ergaben auch nach Sublimatfixierung aus den oben angeführten Gründen keine guten Resultate.

Auf die Doppelfärbungen, sowie auf die besonderen Färbungen, die zur Anwendung gelangten, werde ich in einem späteren Abschnitte noch ausführlicher zu sprechen kommen.

Spezieller Teil.

Allgemeines über Dottergehalt, Furchung und Kernteilung des Copepodeneies.

Die Süßwassercopepoden bieten für entwicklungsgeschichtliche Studien ein sehr geeignetes Objekt dar, schon aus dem Grunde, weil das Eimaterial verhältnismäßig leicht und fast zu jeder Jahreszeit in reichlicher Menge zu beschaffen ist.

Wie ich schon oben darauf hingewiesen habe, läßt sich sowohl die Eiablage als auch die Entwicklung der Eier sehr bequem beobachten, und man kann infolgedessen jedes Furchungsstadium in beliebig großer Menge in die Hand bekommen.

Bei den Eiern der Süßwassercopepoden ist die Dottersubstanz ganz gleichmäßig im ganzen Eiraume verteilt. Die Eier enthalten ziemlich viel Dotter, doch ist das Dottermaterial durchaus nicht grobschollig, so daß der Dotter bei der Untersuchung nicht gerade sehr störend wirkt. Die einzelnen Dotterplättchen und -kügelchen sind alle annähernd von gleicher Größe und lassen zwischen sich noch genügend Raum frei, der vom Eiplasma ausgefüllt wird. Das Bild, das man auf Schnitten durch ein Ei erhält, stellt ein vom Eiprotoplasma gebildetes, mehr oder weniger grobes Maschenwerk dar, in welchem die einzelnen Dotterkugeln eingelagert sind.

Was den Dotterreichtum der Eier anbelangt, so ist dieser nicht bei allen Copepoden gleich stark entwickelt.

Unter den vier von mir untersuchten Genera besitzen nach meinen Beobachtungen *Canthocamptus* und die Cyclopiden die dotterärmsten Eier, in welchen das Plasmamaschenwerk ziemlich stark in Form von derben Maschen hervortritt, insbesondere enthalten die Eier von *Canthocamptus* ein besonders feinscholliges Dottermaterial. Innerhalb einer Gattung scheint die Menge der Dottersubstanz der Eier annähernd konstant zu sein, wenigstens wiesen die Eier von neun *Cyclops*-Arten keine nennenswerten Schwankungen bezüglich des Dotterreichtums auf.

Die Eier der *Diaptomus*-Arten besitzen schon bedeutend mehr Dotter als die der zwei genannten Gattungen. Das Eiplasma ist bei diesen Eiern vom Dotter sehr zurückgedrängt, es ist nur noch als ein sehr dünnfadiges, oftmals nicht mehr zusammenhängendes Maschenwerk zu erkennen.

Die dotterreichsten Eier unter den vier Genera besitzen aber die *Heterocope*-Arten. Diese Eier sind ganz mit Dotterschollen und -kugeln

überladen. Die Untersuchung der Eier wird hier geradezu durch den enormen Dotterreichtum erschwert. Auf Schnitten sieht man überhaupt kein regelmäßiges, zusammenhängendes Maschenwerk von Protoplasma mehr; das Plasma wird nahezu völlig von den den ganzen Eiraum erfüllenden, mehr oder weniger grobscholligen Dotterkugeln verdeckt.

Die Besamung des Copepodeneies findet bekanntlich während des Austritts des reifen Ovarialeies aus der Geschlechtsöffnung statt. Für gewöhnlich genügen die bei einer Copulation im Receptaculum seminis aufgenommenen Spermatozoen für mehrere Eiablagen; doch konnte ich bei *Diaptomus castor* beobachten, daß diese Form vor jeder Eiablage eine Kopulation eingeht, so daß hier stets ein reichliches Spermaquantum für die Befruchtung vorhanden ist. Diesem Umstande ist es wohl auch zuzuscheiben, daß man in den Eisäcken von *D. castor* in der gallertartigen Masse zwischen den Eiern immer sehr viele überschüssige Spermatozoen findet.

Da die Oviductöffnung sehr enge ist, so erleidet das Ei beim Durchtritt durch diese eine ganz enorme Gestaltsveränderung. Wie ich unter dem Mikroskop am lebenden Objekte beobachten konnte, zwängt sich das ursprünglich rundliche, ovale Ovarialei durch diese enge Öffnung in Form eines dünnen, wurstartigen Gebildes hindurch. Die anfänglich rundliche Gestalt des Eies wird jedoch bald wieder hergestellt.

Die Eier von *Cyclops*, *Diaptomus* und von *Canthocamptus* werden von einer zarten Dottermembran umgeben; bei den Eiern von *Heterocope* kommt zu dieser Dottermembran von Anfang an noch eine zweite, sehr dicke Hülle. Außerdem werden die Eier im Eisacke noch durch eine gallertartige Masse bzw. Haut zusammengehalten.

Die Größe der Copepodeneier schwankt bei den verschiedenen Arten ganz bedeutend. Die größeren Arten, wie *Cyclops fuscus* var. *distinctus*, *C. fuscus*, *Diaptomus castor*, *Heterocope*, besitzen Eier von ungefähr 0,15 bis 0,18 mm Durchmesser, die Eier der kleineren Copepoden (*Cyclops Leuckarti*, *C. gracilis*, *Canthocamptus* usw.) aber haben höchstens einen Durchmesser von 0,07—0,08 mm. Auch bei ein und derselben Art ist die Größe der Eier ziemlichen Schwankungen unterworfen. Die größeren Varietäten einer Art haben zuweilen fast doppelt so große Eier als die kleineren der betreffenden Art.

Sobald das Ei abgelegt und befruchtet ist, werden die Richtungskörper abgeschnürt. Dieser Prozeß dauert bei *Canthocamptus* und *Heterocope* viel länger als bei *Cyclops* und *Diaptomus*. Nach den Zeitversuchen, die ich hierüber angestellt habe, ist die Zeit, die zwischen Eiablage und Copulation der Geschlechtskerne liegt, bei

Cyclops strenuus etwa $^3/_4$ Stunden,
Diaptomus castor etwa $1^1/_2$ Stunden,
Canthocamptus staphylinus etwa 4 Stunden.
Heterocope saliens etwa 4 Stunden.

Irgendwelche Zusammenhänge zwischen der Dauer der Richtungskörperbildung und den biologischen Verhältnissen der Tiere konnte ich nicht auffinden; denn wenn sich auch die lange Dauer der Bildung der Richtungskörper bei *Heterocope saliens* vielleicht dadurch erklären ließe, daß diese Form in größeren Seen lebt, bei denen eine Gefahr des Austrocknens so gut wie nicht besteht und außerdem Dauereier produziert, — Umstände somit, welche eine rasche Entwicklung der Eier und speziell einen raschen Verlauf der Richtungskörperbildung nicht gerade notwendig machen — so sehen wir doch andrerseits, daß diese Erklärung auf *Canthocamptus* keine Anwendung finden kann. Bei *Canthocamptus* nimmt nämlich die Bildung der Richtungskörper ebenfalls etwa 4 Stunden in Anspruch, das Tier bildet aber erstens keine Dauereier, und zweitens lebt es in kleineren Pfützen und Tümpeln, welche der Gefahr des Austrocknens sehr leicht ausgesetzt sind.

Die Furchung des Copepodeneies vollzieht sich zunächst nach dem total-äqualen Typus. Die Furchungsebenen teilen das Ei in ganz gleich große Blastomeren, und jede Furchungszelle erhält gleich viel Dottermaterial.

Die einzelnen Furchungsteilungen nehmen je etwa 1 Stunde Zeit in Anspruch. Etwa bis zum sechsten Teilungsschritte, also bis zum Blastulastadium, teilen sich alle Blastomeren bei jedem neuen Teilungsschritte ungefähr gleichzeitig, so daß nach jeder neuen Furchungsteilung die Zahl der Blastomeren verdoppelt wird. Nur eine Zellfolge, die Keimbahnzellen, hinkt in der Zellteilung stets etwas hinter den übrigen Furchungszellen nach, wie schon Häcker gezeigt hat.

Die Blastomeren sind an der Berührungsfläche zweier Nachbarzellen sehr stark abgeplattet. Von einer tiefen Einschnürung der Furchungsebenen in das Ei ist nichts zu bemerken; es tritt nur eine trennende Scheidewand zwischen den Nachbarblastomeren auf (Fig. 4—12).

In dieser Beziehung verhalten sich die *Cyclops*-, *Diaptomus*- und *Heterocope*-Eier annähernd gleich. Etwas andere Verhältnisse dagegen finden sich bei den *Canthocamptus*-Eiern. Hier schneiden die Furchungsebenen in das Ei viel tiefer ein als bei den oben genannten Eiern; die Tochterzellen sind nicht so stark gegeneinander abgeplattet (Textfig. 19 bis 24). Diese nur bei den *Canthocamptus*-Eiern zu beobachtende Erscheinung steht ohne Zweifel im Zusammenhang mit dem geringen und

feinscholligen Dottermaterial dieser Eier, wodurch ein tieferes Einschneiden der Furchungsebenen in das Ei ermöglicht wird als bei den andern, grobscholligeres Dottermaterial enthaltenden Eiern.

Die kerngeschichtlichen Verhältnisse der Furchungszellen sind äußerst klar und deshalb für die Untersuchung sehr günstig. Die Furchungskerne sind relativ groß, und infolgedessen lassen sich die Kernstrukturen und ihre Veränderungen bei der Zellteilung mit aller Deutlichkeit verfolgen. Die Kernteilungsfiguren können an Schönheit und Klarheit kaum übertroffen werden.

Bei vielen Arten konnte ich die Zahlenverhältnisse der Chromosomen in den Blastomeren ganz genau studieren.

Hinsichtlich der Form der Chromosomen kann man die Copepoden in zwei Gruppen scheiden. Die eine Gruppe, der die *Cyclops*- und *Canthocamptus*-Arten zuzurechnen sind, besitzt schöne lange, schleifenförmige Chromosomen, welche in der Äquatorialplatte sich zu ring- und hufeisenförmigen Gebilden anordnen (Fig. 2, 6, 31b, 32, 57a und 57b).

Bei der zweiten Gruppe, welche die *Diaptomus*- und *Heterocope*-Arten umfaßt, besitzen die Chromosomen die Form von kurzen, stäbchenförmigen Gebilden, die keine langen hufeisenförmigen Schleifen bilden (Fig. 68, 75b, 78b; Textfig. 5a und b, 14).

Die Kernteilungsgeschichte der Copepodenzelle bietet einige interessante Besonderheiten dar, so daß es angebracht erscheint, den Verlauf der Kernteilung, so wie er sich in den ersten Furchungszellen abspielt, im Zusammenhange kurz zu besprechen.

Aus dem ruhenden Kerngerüst differenziert sich zu Anfang der Teilung nach und nach unter gleichzeitiger allmählicher Auflösung der Nucleolen die bekannte dichte oder dünnfadige Knäuelfigur, z. B. in Textfig. 8. Der dichte Knäuel geht bald über in den lockeren oder dickfadigen Knäuel, wie z. B. Fig. 5 zeigt. Dieser durchzieht den ganzen, immer noch von einer Kernmembran umgebenen Kernraum in Form einer vielfach gewundenen, kontinuierlichen Fadenschlinge. Nach der Bildung des lockeren Knäuels erfolgt dann die Segmentierung der ganzen Fadenschlinge in die für jede Art konstante Zahl von Kernsegmente oder Chromosomen.

Jetzt folgt ein höchst charakteristisches Stadium in der Kernteilungsgeschichte der Copepodenzelle. Es ist dies das Stadium der »Diakinese«[1]) oder des »segmentierten Knäuels«. Dieses Stadium ist

[1]) Die Bezeichnung »Diakinese« für dieses Stadium ist von Häcker ursprünglich für das entsprechende Stadium des Keimbläschens vorgeschlagen worden und später auch auf die Furchungskerne, speziell von *Diaptomus*, übertragen worden.

dadurch ausgezeichnet, daß die Chromosomen in lockerer Anordnung gleichmäßig über den ganzen Kernraum verteilt sind, und da es von verhältnismäßig langer Dauer ist, so begegnet man ihm sehr häufig auf den Präparaten. Bei den Cyclopiden mit den langen schleifenförmigen Chromosomen tritt das Charakteristische der Diakinese nicht so deutlich hervor (Fig. 2, 6, 55), um so besser lassen es aber *Diaptomus* und *Heterocope* mit ihren kurzen, stäbchenförmigen Chromosomen erkennen (Fig. 68; Textfig. 5a und b, 14).

Der Übergang des diakinetischen Stadiums zur Asterphase wird durch den Schwund der Kernmembran angebahnt. Die Chromosomen rücken allmählich in die Äquatorialplatte ein, woselbst bei den Cyclopiden sich die Chromosomen zu den bekannten hufeisenförmigen, manchmal beinahe ringförmigen Gebilden umordnen (Fig. 16b, 31d, 57a und b). Jetzt tritt nun endlich auch die Längsspaltung der Chromosomen deutlich hervor. In den Fig. 57a und b ist der Längsspalt deutlich zu sehen. Bald darauf beginnt die dicentrische Wanderung der Tochterchromosomen; dabei kommt es bei den Cyclopiden zu jenen schönen Tonnenfiguren, welche Häcker mit veranlaßt haben, die Teilung als heterotypisch zu bezeichnen (Fig. 7, 34, 49). Da aber diese heterotypische Teilung bei *Cyclops* nur ein Merkmal, nämlich die metakinetische Tonnenfigur, mit den von Flemming (1887) zuerst beschriebenen und aufgestellten heterotypischen Teilungen in den Kernen des Salamanderhodens gemein hat, in bezug auf andre Merkmale aber, insbesondere in bezug auf die halbe Chromosomenzahl, nicht mit dieser übereinstimmt[1]), so empfiehlt es sich wohl, den in der Furchung auftretenden Kernteilungsmodus als deutoheterotypen (Häcker 1904) von dem euheterotypen zu unterscheiden.

Die Tonnenfiguren kommen bei *Cyclops* dadurch zustande, daß beim Auseinanderweichen der Tochterchromosomen die Mitten derselben zuerst auseinander rücken, während die Enden noch miteinander verklebt sind. Bei kurzen, stäbchenförmigen Chromosomen, wie sie die Diaptomiden aufweisen, treten keine solche metakinetischen Tonnenfiguren auf (Fig. 85); diese treten also lediglich nur in Erscheinung bei langen Chromosomen.

Sobald die Spalthälften der Chromosomen die Pole erreicht haben, beginnt die regressive Metamorphose der Chromosomen. Fig. 58 zeigt

---

[1]) Ich werde später bei einigen Formen beweisen, daß weder in den Kernen der Furchungszellen noch in denen der Urgeschlechtszellen, deren Kernteilung ebenfalls mit der halben Chromosomenzahl (Häcker 1907) verlaufen soll, eine Halbierung der normalen Chromosomenzahl vorliegt.

den ersten Schritt der Rückbildung. Jedes einzelne Chromosom verwandelt sich in ein chromosomales Teilbläschen, indem die Chromosomen aufquellen und ihre Färbbarkeit verlieren. Rasch verschmelzen diese chromosomalen Teilbläschen oder Idiomeren, wie sie von HÄCKER genannt wurden, zu größeren Idiomeren zusammen (Fig. 8). Das Resultat dieses Verschmelzungsprozesses bilden schließlich zwei gleich große, aneinander geschmiegte Bläschen oder Gonomeren (HÄCKER) (Fig. 4, 59). Die Gonomeren besitzen im Gegensatz zu den Idiomeren, deren chromatische Substanz in Form von größeren und kleineren Brocken der Innenfläche der Bläschenwand angelagert ist, ein typisches fadenförmiges Gerüstwerk mit einer Anzahl von Nucleolen. Den gonomeren Kernzustand findet man aber nur in den frühen Furchungszellen als einen bis zur nächsten Kernteilung fortdauernden Zustand, in den Zellen späterer Furchungsstadien verschmelzen auch die Gonomeren ihrerseits wieder zu einem einheitlichen Kern (Fig. 13a).

Da die Eier der Copepoden infolge des starken Dottergehalts undurchsichtig oder nahezu undurchsichtig sind, so war es nicht möglich, die Entwicklung der Eier im lebenden Zustande zu studieren. Ebensowenig konnte natürlich die Entwicklung der Ectosomen am lebenden Ei verfolgt werden. Die Untersuchung der Eier geschah daher durchweg an konserviertem Material, welches geschnitten und gefärbt wurde.

Über die Art der Feststellung des jeweiligen Entwicklungsstadiums der Eier auf den Schnitten werde ich später noch ausführlich berichten.

Für gewöhnlich stehen nicht alle Eier eines Eisackes auf der gleichen Entwicklungsstufe, sondern die Kerne der einen Eier sind gegenüber denjenigen von andern Eiern in der Teilung etwas voran oder zurück. Die Ursache dieser Erscheinung ist darin zu suchen, daß nicht alle Eier eines Eisackes zu gleicher Zeit den Oviduct verlassen und abgelegt werden. Die Eisackbildung nimmt ungefähr 7—10 Minuten in Anspruch. Da nun gleich nach der Befruchtung die Richtungskörperbildung beginnt, so sind die zuerst ausgetretenen und befruchteten Eier in der Entwicklung schon etwas weiter voran als die zuletzt abgelegten, und so stehen auch in älteren Eisäcken nicht alle Eier auf derselben Entwicklungsstufe. Die Differenz ist bei frühen Entwicklungsstadien gering, sie steigert sich aber etwas bei älteren Furchungsstadien. Es können z. B. in einem Eisack eine Anzahl Eier das CXXVIII-Zellenstadium aufweisen, während andre schon den Übergang vom CXXVIII- zum CCLVI-Zellenstadium zeigen.

Diese ungleichstufige Entwicklung der Eier im gleichen Eisacke erwies sich nun als ein sehr günstiges Moment bei meinen Untersuchungen.

Wie ich oben darauf hingewiesen habe, war es nicht möglich, die Entwicklung der Eier auch nur auf kurze Zeit im lebenden Zustande zu studieren. Die eben dargelegten Entwicklungsverhältnisse der Eier innerhalb eines Eisackes ersetzten mir aber einigermaßen die Beobachtung am lebenden Ei; denn durch eine genaue Aufzeichnung der verschiedenen Entwicklungszustände aller Eier eines Eisackes entrollte sich mir dann, gewissermaßen wie bei einem lebenden Ei, in ununterbrochener Reihenfolge ein getreues Bild von dem Verlaufe einer wenn auch allerdings etwas kurzen Entwicklungsstrecke. Dadurch war mir sodann die Möglichkeit gegeben, eine richtige und lückenlose Aufeinanderfolge der verschiedenen Etappen in der Ectosomenentwicklung festzustellen.

Ich gehe nun über zur Beschreibung der Entwicklung der Eier bei den einzelnen Formen und beginne mit *Cyclops fuscus* var. *distinctus*.

Cyclops fuscus var. distinctus Richard.

Diese Form, die zu den schönsten und größten unsrer Süßwassercopepoden zu rechnen ist, fand ich in einigen Altwassertümpeln des Neckars bei Eßlingen. Über die systematische Stellung dieses Copepoden sind die Autoren noch nicht völlig einig. Die Streitfrage dreht sich darum, ob die Form als eine Varietät von *Cyclops fuscus* Jurine anzusehen ist, oder ob hier eine Bastardbildung zwischen *C. fucsus* und *C. albidus* Jurine vorliegt. Zu dieser letzteren Annahme führten einerseits die morphologischen Merkmale des Tieres, welche ihm eine Mittelstellung zwischen *C. fuscus* und *C. albidus* zuweisen und anderseits das beständige gemeinsame Vorkommen der drei Copepodenformen in einem Tümpel.

Neuerdings hat H. Braun (1908, 1909) dieses Problem wieder in Angriff genommen und hat auf verschiedenen Wegen versucht, dieser Frage näher zu treten. Es gelang ihm jedoch bis jetzt nicht, eine definitive Entscheidung der Frage herbeizuführen. Vorgenommene Kreuzungsversuche zwischen *C. fuscus* und *C. albidus*, welche die Bastardnatur des *Cyclops* beweisen könnten, führten zu keinem Resultat. Ebenso lieferte die vergleichende Untersuchung der Chromosomenverhältnisse der drei Formen keine entscheidenden Beweise. Während *C. albidus* und *C. fuscus* in der biserialen Anordnung je sieben typische Chromosomen besitzen, hat *C. fuscus* var. *distinctus* fünf typische Chromosomen, wozu noch ein von den normalen Chromosomen durch seine geringe Größe unterschiedenes Heterochromosom kommt. Braun läßt die Bastardfrage offen, gibt aber für den Fall, daß unser Copepode tatsächlich einen

Bastard darstellt, eine hypothetische Erklärung für die Entstehung der Chromosomenzahl (5 + 1) aus den Zahlen 7 der Stammeltern.

Bei meinen Untersuchungen habe ich mich mit dem Bastardproblem nicht näher beschäftigt; ich will hier nur einige Angaben über das Vorkommen dieses Copepoden machen.

Ich fand ihn in den oben erwähnten Altwassern bei Eßlingen und in der »Blaulach« bei Tübingen. Er gehört zu den Sommerformen; man findet ihn von März bis Oktober. Seine Hauptfortpflanzungsperioden fallen in den März bis Anfang April und in den Monat August, und zwar tritt er zu diesen Jahreszeiten in den Altwassern bei Eßlingen sehr zahlreich auf. Bei einem Fange im März bekam ich z. B. innerhalb einer Stunde ungefähr 300 Exemplare.

In *C. fuscus* var. *distinctus* lag mir für meine Untersuchungen ein äußerst günstiges Objekt vor. Die Eier und damit auch die Furchungszellen und -kerne sind hier ziemlich groß, was die Verfolgung der Körnchenzellen sehr erleichterte. Ich besitze von *C. fuscus* var. *distinctus* auf meinen Präparaten die gesamte Embryonalentwicklung.

Erster Teilungsschritt.

(I—II)-Zellenstadium.

Nachdem die Richtungskörper abgeschnürt sind, beginnt die Annäherung der zwei Pronuclei, des Ei- und Samenkerns. Der Verlauf der Befruchtung des *Cyclops*-Eies wurde von Rückert (1895) bei *Cyclops strenuus* Fischer in allen Phasen genau beschrieben, und ich kann seine bei *C. strenuus* gefundenen Ergebnisse im wesentlichen für alle von mir untersuchten Copepoden bestätigen.

Die beiden Vorkerne nähern sich ziemlich rasch unter gleichzeitiger bedeutender Zunahme ihres Volumens. Da der Samenkern seine Wanderung schon zu einer Zeit beginnt, in der der Eikern nach der zweiten Richtungskörperbildung noch in der Umbildung der chromatischen Substanz zum ruhenden Kerngerüste begriffen ist, besitzt der männliche Vorkern gewöhnlich gegenüber dem Eikern einen kleinen Vorsprung.

Am männlichen Kern, der infolge seiner früher beginnenden Wanderung den Eikern an Größe bedeutend übertrifft, sind sehr bald zwei Attraktionssphären zu erkennen. Die beiden nehmen rasch an zwei einander gegenüber liegenden Stellen des Samenkerns ihre Stellung ein, und auf diesem Stadium erreicht der Eikern gewöhnlich den Samenkern, wobei aber immer noch ein Größenunterschied zwischen Ei- und Samenkern zu konstatieren ist. Nach dem Zusammentreffen der zwei Kerne

wächst auch der Eikern zu seiner vollen Größe heran, und man findet dann in einem etwas späteren Stadium zwei gleich große, im Ruhezustand befindliche, aneinander geschmiegte Kerne, die an der gemeinsamen Berührungsfläche etwas abgeplattet sind.

Der Ruhezustand dauert nicht allzulange; bald nimmt man Veränderungen der chromatischen Substanz wahr, welche darauf hindeuten, daß sich die Kerne jetzt zur Teilung vorbereiten. Während dieser Vorgänge können nun sehr interessante Befunde gemacht werden.

Vor allem möchte ich auf die Tatsache hinweisen, daß während dieser vorbereitenden Teilungsvorgänge jeder Pronucleus immer noch seine Individualität vollkommen bewahrt; jeder der beiden Kerne bereitet sich selbständig zur ersten Furchungsteilung vor, d. h. in jedem Kerne findet ganz unabhängig vom andern die Herausbildung des Fadenknäuels und die Segmentierung desselben in die einzelnen Chromosomen statt (Fig. 2). Als eine andre interessante Erscheinung während dieser Vorgänge tritt uns das Verhalten der Kerne entgegen, welches ich in Fig. 1 dargestellt habe. Man sieht hier die beiden Kerne auf verschieden weit vorgeschrittenen Stufen der Chromosomenherausbildung[1]). Während der eine Kern noch das ruhende Kerngerüst aufweist, hat sich im andern Kern die chromatische Substanz schon längsbestimmter Fadenzüge angeordnet. Dieser Kern beginnt also mit der Vorbereitung zur ersten Furchungsteilung viel früher als der andere. Obwohl nun die beiden Kerne äußerlich in diesem Stadium nicht mehr als Ei- und Samenkern zu unterscheiden sind, glaube ich trotzdem annehmen zu dürfen, daß der männliche Kern es ist, der mit der Bildung der Chromosomen früher beginnt; denn wie wir oben bei der Beschreibung der Befruchtungsverhältnisse erfahren haben, ist der Samenkern dem Eikern schon während jener Vorgänge in der Entwicklung stets um ein Erhebliches voraus, und dieser Vorsprung des Samenkerns macht sich nun, nachdem er eine Zeitlang während der Ruheperiode der zwei aneinandergeschmiegten Kerne äußerlich nicht mehr zu konstatieren war, bei den vorbereitenden Teilungsvorgängen offenbar wieder geltend. Die weitere Differenzierung der chromatischen Substanz zu Chromosomen schreitet nun rasch vorwärts; auch im andern Kern beginnt bald die Anordnung der Chromatinkörnchen zu einer zusammenhängenden Fadenschlinge. Es werden nacheinander die Stadien des dichten und lockeren Knäuels durchlaufen, aber während aller dieser Phasen spielen sich die einzelnen Vorgänge in den beiden

---

[1]) Ähnliche Differenzen in der Ausbildung der beiden Kerne hat Häcker (1896) »Selbständigkeit der väterlichen usw.« S. 602, bei *Cyclops viridis* beobachtet.

Kernen nicht zu gleicher Zeit ab. Ein Ausgleich der Phasendifferenz der beiden Kerne tritt erst während des Stadiums des »segmentierten Knäuels« oder der »Diakinese« ein (Fig. 2). Dieses Stadium dauert verhältnismäßig lange, und infolge dieses Umstandes ist es dem nachhinkenden Kerne möglich, seinen vorauseilenden Kameraden wieder einzuholen.

Bei den andern Cyclopiden konnte ich genau dieselbe Erscheinung ebenfalls beobachten, nur ist der Phasenunterschied der zwei Kerne bei den einzelnen Species nicht immer gleich stark ausgebildet. Während bei *C. fuscus* und *C. albidus* die Phasendifferenz noch sehr beträchtlich ist, ist diese bei *C. strenuus* eben noch wahrzunehmen.

Kehren wir wieder zum Stadium der Diakinese (Fig. 2) zurück. Die Chromosomen sind in der für diese Art konstanten Zahl gleichmäßig über den Kernraum lose verteilt und zwar in Gestalt von sehr langen Schleifen, welche in vielfachen Windungen im Kernraum verlaufen.

Ich habe nun versucht, die Chromosomen in diesem Stadium zu zählen, da es von großem Interesse wäre, über das Schicksal des Heterochromosoms, das Braun (1908, 1909) in der biserialen Anordnung während der »provisorischen Teilungsfigur« aufgefunden hat, etwas zu erfahren. Nach Braun besitzt, wie ich schon mitteilte, *C. fuscus* var. *distinctus* in der biserialen Anordnung fünf normale Chromosomen und ein Heterochromosom[1]). Wenn nun dieses Heterochromosom mit den fünf andern Chromosomen in den Eikern gelangt, und wenn der Spermakern fünf normale Chromosomen mitbringt, so müssen in den Furchungskernen elf Chromosomen zum Vorschein kommen. Um über diese Verhältnisse Klarheit zu bekommen, war ich bei allen geeigneten Präparaten auf eine genaue Zählung der Chromosomen bedacht. Die ersten Furchungskerne — und speziell auch der erste — eignen sich aber durchaus nicht für solche Zählungen, denn die Chromosomen sind hier zu lange und vielfach sich kreuzende Schleifen, welche eine völlig einwandfreie Zählung nicht gestatten. Die Kerne späterer Stadien sind dagegen erheblich kleiner als die ersten Furchungskerne, und infolgedessen sind auch die Chromosomen bedeutend kürzer. Hier konnte ich denn auch in einem Falle in der Äquatorialplatte einer Furchungszelle vom Stadium XXXII bis LXIV mit ziemlicher Sicherheit elf Chromosomen feststellen. Ich werde später bei der Besprechung dieses Stadiums auf diesen Fall noch zurückkommen.

---

[1]) Neuerdings hat H. Matscheck (1910) in einigen wenigen Ausnahmefällen bei *Cyclops fuscus* var. *distinctus* in der biserialen Anordnung [6 + 1] Chromosomen gefunden.

Speziell in dem ersten Furchungskern, beziehungsweise in den beiden Pronuclei gelangen mir aber sichere Zählungen trotz vielfacher Bemühungen nicht; es wäre dies zwar sehr wünschenswert gewesen, da man in diesem Falle wohl über den Verbleib des Heterochromosoms Aufschluß erhalten hätte.

Ich komme nun zur Besprechung desjenigen Merkmals, welches den Weg der Keimbahn der Copepoden schon von der ersten Furchungsteilung ab kennzeichnet: es ist dies die Außenkörnchen- oder Ectosomenerscheinung jeweils im Umkreise eines Spindelpols der Keimbahnzellen.

In Fig. 2 gewahrt man, wie während der Phase des segmentierten Knänels um die eine Attraktionssphäre herum eine Ansammlung von mehr oder weniger großen, rundlichen Körnchen auftritt. Auf Kernphasen, die vor diesem Stadium liegen, konnte ich die Körnchen noch nicht entdecken, erst nachdem das diakinetische Stadium erreicht ist, treten die Ectosomen bei unsrer vorliegenden Form auf. Zuerst sind es nur wenige Körnchen, die gebildet werden; sie nehmen aber dann im weiteren Verlaufe der Teilung rasch an Zahl zu.

Es sei gleich hier bemerkt, daß zwischen den beiden Attraktionssphären keinerlei Größenunterschiede wahrzunehmen sind; beide Sphären besitzen dieselbe Ausdehnung. Die Sphären stellen dotterfreie Plasmabezirke dar von unregelmäßiger Gestalt, von welchen noch die »Polstrahlen« nach allen Seiten in die umliegenden Dottermassen ausstrahlen. Ein besonderes Centrosoma im Innern der Sphären konnte ich so wenig wie Rückert und Häcker zur Darstellung bringen.

In der folgenden Phase der Teilung, im Mutterstern (Fig. 3), haben die Ectosomen nun eine ganz erhebliche Vermehrung erfahren, die ganze eine Sphäre ist vollständig erfüllt mit diesen Körnchen. Diese erscheinen also nicht gleich beim ersten Hervortreten in ihrem vollen Umfange, sondern vermehren sich während der nächst folgenden Phasen noch in ganz bedeutendem Maße.

Die Ectosomen färben sich nach Sublimat- und Osmiumsäurefixierung mit Hämatoxylin ein wenig intensiver als das Plasmamaschenwerk, während die Chromosomen dagegen eine tief dunkelblaue Färbung annehmen.

Ich möchte noch nebenbei auf die sehr schöne Teilungsfigur in Fig. 3 aufmerksam machen, welche in der von Rückert und Häcker beschriebenen Weise eine Trennung von zwei selbständigen Spindeln aufweist. Da nun auch die Kerne der späteren Furchungsstadien und insbesondere auch die der Keimbahnzellen bis zu den Keimmutterzellen sowohl in den

Ruheperioden als auch in den Teilungen einen Aufbau der chromatischen Substanz aus zwei völlig getrennten Portionen mehr oder weniger deutlich immer wieder erkennen lassen, so haben HÄCKER und RÜCKERT diese Erscheinung im Sinne eines Selbständigbleibens der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile gedeutet. Ich fand diesen »gonomeren Kernzustand«, wie HÄCKER ihn nennt, ebenfalls und zwar bei allen Copepoden, bei den einen weniger, bei andern stärker ausgeprägt. Ich werde bei der Besprechung der einzelnen Formen auf diesen Punkt stets besonders hindeuten.

Wir kehren nun wieder zu unsern Ectosomen zurück. Über ihr weiteres Schicksal gibt uns Fig. 4 Aufschluß. Bei diesem Ei ist die erste Furchung schon vollkommen vollzogen; in den beiden Blastomeren sind die Tochterdoppelkerne eben neu gebildet. Die Sphären haben sich bereits wieder geteilt und beginnen ihre definitive Stellung einzunehmen. In einer der Blastomeren bemerkt man nun an Stelle der zahlreichen kleinen und regelmäßig geformten Körnchen eine Anzahl unregelmäßig geformter, größerer und kleinerer Brocken. Wie zu sehen ist, sind diese Brocken aus der Verschmelzung mehrerer kleiner Körnchen hervorgegangen, und einzelne Brocken sind wiederum zu größeren Klumpen verschmolzen.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß diese Brocken die direkten Folgestufen der Ectosomen darstellen, welche, nachdem sie ihre volle Entwicklung erreicht haben, einen regressiven Prozeß durchmachen, der zu jenen ungeformten Gebilden führt.

Ein Zusammenfließen kleinerer Körnchen zu größeren Gebilden ist auch schon anderweitig vielfach beobachtet worden; namentlich findet sich dies bei Nucleolen sehr häufig. So hat z. B. HÄCKER (1903) für die größeren Nucleolen in den Furchungskernen von *Diaptomus denticornis* eine solche Verschmelzung aus einer Anzahl kleinerer Nucleolen genau beschrieben. Es ist also keine so außergewöhnliche Erscheinung, wenn unsre Ectosomen teilweise miteinander zusammenfließen.

Zweiter Teilungsschritt.

(II—IV)-Zellenstadium.

Durch die ganze nun folgende Ruheperiode des Kernes hindurch findet man diese Brocken in der einen Zelle kontinuierlich immer wieder, nur nehmen sie nach und nach an Zahl und Masse ab, indem sie allmählich einer Resorption anheimfallen.

Auf das Ruhestadium folgt alsdann die Vorbereitung zur zweiten Furchungsteilung. Das Stadium des lockeren Knäuels zeigt Fig. 5. In einer Zelle, in der auch der zweite Richtungskörper eingeschlossen ist, sind immer noch einige von jenen aus den Ectosomen hervorgegangenen Brocken zu konstatieren. Die Lage dieser Gebilde hat sich etwas gegenüber derjenigen in Fig. 4 geändert. Diese Umlagerung wird offenbar durch die bekannte Drehung der Doppelkerne bedingt, welche auch bei *Cyclops* innerhalb jeder Zelle um einen rechten Winkel erfolgt und die zur ersten senkrechte Stellung der zweiten Furchungsebene zur Folge hat. (Vergleiche Fig. 4, wo diese Richtung bereits durch die Stellung der beiden neu entstehenden Sphären festgelegt ist.)

Während des folgenden Stadiums, der Diakinese (Fig. 6), weist das Plasma der einen Zelle wieder Körnchen auf; doch haben wir diesesmal zwei durch ihre Form und Entstehungsweise verschiedene Körnchenarten vor uns. In den großen, unförmigen Brocken, welche im Plasma zu sehen sind, erkennen wir ohne weiteres dieselben alten Brocken wieder, denen wir auch in den kurz vorhergegangenen Stadien begegnet sind; es sind dies also noch die Überreste der Ectosomen des ersten Teilungsschritts.

Außer diesen alten Brocken findet man aber noch eine Anzahl feiner regelmäßiger Körnchen, so wie sie uns von den Anfangsphasen der ersten Furchungsteilung her bekannt sind. Diese kleinen Körnchen sind nun Neuprodukte; es sind die neu entstehenden Ectosomen der zweiten Furchungsteilung, welche, wie wir wissen, bei jedem neuen Furchungsschritte in einer Furchungszelle auftreten. Man hat somit in der neuen Körnchenzelle nebeneinander einerseits die neuen, frisch entstandenen und anderseits noch die Überreste der von der letzten Teilung herrührenden alten Körnchen.

Für die Beurteilung der Frage, ob bei der Teilung der Körnchenzelle das körnchenführende oder das körnchenfreie Produkt beim nächsten Teilungsschritte zur neuen Körnchenzelle wird, ist die Feststellung dieser Verhältnisse von der größten Bedeutung: es geht hieraus mit aller Deutlichkeit hervor, daß die neue Körnchenzelle aus demjenigen Teilprodukt der alten Körnchenzelle entsteht, welches bei der Teilung die Körnchen als Mitgift erhält; denn daß in Fig. 6 die größeren Brocken noch die Überreste der Körnchen des letzten Teilungsvorgangs sind und die kleineren Körnchen die neuen Ectosomen darstellen, geht ohne weiteres aus einer vergleichenden Betrachtung der beiden Fig. 5 und 6 hervor. Beide Figuren sind nach Eiern gezeichnet, welche ein und demselben Eisacke angehören. Es kann also kein Zweifel

darüber bestehen, daß das Ei in Fig. 6 das unmittelbar darauffolgende nächste Entwicklungsstadium des Eies in Fig. 5 darstellt. Dies berechtigt uns aber um so mehr zu dem Schlusse, daß die großen, unförmigen Brocken in Fig. 6 mit denen in Fig. 5 identisch sind, d. h. mit andern Worten, neben den neu entstehenden Ectosomen finden sich in der Körnchenzelle noch Überreste von den Ectosomen des letzten Teilungsschritts vor. Durch diese Feststellung ist dann aber auch der strikte Beweis erbracht, daß die neue Körnchenzelle vom körnchenführenden Produkte der alten abstammt.

Was für diesen Teilungsschritt in dieser Beziehung gilt, gilt auch, wie wir sehen werden, für die nächsten Teilungen: stets geht die neue Körnchenzelle aus dem körnchenführenden Produkte der alten Keimbahnzelle hervor, was immer unmittelbar dadurch bewiesen werden kann, daß sich in der jeweiligen Körnchenzelle noch Überreste der Körnchen des vorhergegangenen Stadiums in Form von größeren, aus mehreren Körnchen zusammengebackenen Brocken vorfinden.

Während der Phase der dicentrischen Wanderung der Chromosomenhälften (Fig. 7) beginnt nun auch das andre Merkmal, welches die Körnchenzelle auszeichnet, hervorzutreten: die Körnchenzelle weist gegenüber ihrer Schwesterzelle eine wenn auch bis jetzt noch geringe Phasendifferenz auf. Was die Ectosomen in diesem Stadium selbst betrifft, so zeigt sich wieder dieselbe Erscheinung wie bei der ersten Furchungsteilung, daß nämlich die Körnchenzellen während der Teilung noch eine ganz erhebliche Zunahme erfahren. Vergleiche Fig. 7 mit Fig. 6. Auch unsere alten Brocken sind noch in diesem vorgeschrittenen Stadium zu finden (Fig. 7).

Die Teilung endet mit der Doppelkernigkeit der neu entstehenden Furchungskerne (Fig. 9). Während dieser Vorgänge machen die Ectosomen auch hier wieder eine regressive Metamorphose durch, indem sie zu großen, formlosen Gebilden zusammenfließen (Fig. 9). Dieser Rückbildungsprozeß der Ectosomen beginnt schon im Stadium des Dispirems (Fig. 8), in welchem sich die an die Pole gerückten Spalthälften der Chromosomen eben zu den chromosomalen Teilbläschen oder Idiomeren umbilden.

Dritter Teilungsschritt.

(IV—VIII)-Zellenstadium.

Dieser Teilungsvorgang ähnelt in seinem äußeren Verlaufe im großen ganzen dem des letzten Stadiums. Auch hier gilt hinsichtlich des Schicksals der aus den Körnchen hervorgegangenen Brocken während der Ruhe-

zeit des Kernes das nämliche wie für das Stadium (II—IV): die Brocken werden allmählich vom Plasma resorbiert, jedoch nicht vollständig, so daß man durch die ganze Ruheperiode des Kernes hindurch immer noch einige dieser Brocken kontinuierlich verfolgen kann bis zu den Stadien, in denen wieder die neuen Ectosomen zum Vorschein kommen (Fig. 10, 11).

Die neuen Körnchen treten erstmals auf im Stadium der Diakinese (Fig. 10), es lassen sich also in bezug auf den Zeitpunkt des ersten Auftretens der Körnchen während der Teilungsvorgänge keine Abweichungen bei den einzelnen Furchungsteilungen konstatieren, wie denn auch im VIII—XVI-Zellenstadium derselbe Zeitpunkt des Auftretens eingehalten wird.

Der Umstand, daß in der neuen Körnchenzelle neben den neuen Ectosomen noch Überreste der alten Körnchen zu finden sind (Fig. 10 und 11, die großen Brocken sind die alten Körnchen, die kleinen Körnchen dagegen sind Neuprodukte), beweist wieder, daß die Keimbahnzelle dieses Stadiums vom körnchenführenden Produkte der letzten Körnchenzelle abstammt, und wir dürfen daher nunmehr den Satz aufstellen: Die Körnchenzellen stammen jeweils in direkter Deszendenz voneinander ab.

Die Verlangsamung der Teilungsgeschwindigkeit der Körnchenzelle gegenüber der Teilungsgeschwindigkeit der andern Blastomeren tritt nun in dem vorliegenden, dritten Teilungsschritte schon stärker hervor (Fig. 11). Man kann somit bei der Körnchenzelle eine immer größer werdende Phasendifferenz in den höheren Furchungsschritten konstatieren. Es ist dies dieselbe Erscheinung, die Ziegler (1895) auch am Nematodenei beobachten konnte. Ziegler fand dort, daß »die während der Furchung entstandene Differentiation der Zellen in ganz gesetzmäßiger Weise auch in den Teilungszeiten zum Ausdruck kommt«. Die bei einer Mutterzelle auftretende Verlangsamung der Teilung vererbt sich in immer stärkerem Maße auf ihre Nachkommen.

Auf Grund dieser Regel der differenten Teilungszeiten, oder wie man es in Anlehnung an Häcker nennen kann, die Regel der zunehmenden Phasendifferenz, lassen sich später, wie wir sehen werden, die Abkömmlinge der Körnchenzelle im weiteren Verlaufe der Entwicklung leicht und sicher verfolgen.

Eine Vergleichung der Fig. 11 mit Fig. 10 läßt wiederum eine Zunahme der neuen Außenkörnchensubstanz vom Stadium der Diakinese bis zur Asterphase erkennen.

Auch der dritte Teilungsschritt endet noch mit einer deutlichen Doppelkernigkeit der neuen Furchungskerne (Fig. 12). Ich möchte auf

diese Doppelkernigkeit der Furchungskerne hier deshalb noch besonders hinweisen, da diese Erscheinung in diesem Zellenstadium zum letztenmale an den ruhenden Furchungskernen zum Vorschein kommt. Nach Ende des vierten Furchungsschritts verschmelzen die Idiomeren nicht mehr zu Gonomeren (zu zwei Kernen), sondern das Endergebnis der Idiomerenverschmelzung ist ein einheitlicher Kern (Fig. 13).

Vierter Teilungsschritt.

(VIII—XVI)-Zellenstadium.

Bei diesem Teilungsvorgang bleibt die Körnchenzelle in ganz bedeutendem Maße in der Teilung hinter den übrigen Furchungszellen zurück. Diese Tatsache wird in dem Ei der Fig. 13a demonstriert. Sämtliche Zellen, mit Ausnahme der Körnchenzelle, sind längst wieder in den Ruhezustand zurückgekehrt, die Körnchenzelle dagegen hat erst das Stadium des Dispirems erreicht.

Wie ich schon angedeutet habe, endet der vierte Teilungsschritt nicht mehr mit einer Doppelkernigkeit der neuen Blastomerenkerne. An die Stelle dieser Erscheinung tritt aber eine andere, welche nach Häcker (1903) ebenfalls mit der Gonomerie im Zusammenhang stehen soll, nämlich das regelmäßige Auftreten von zwei Nucleolen in den eben gebildeten Furchungskernen (Fig. 13a und b). In allen jungen Kernen lassen sich ganz konstant zwei große Nucleolen beobachten, die dann aber in etwas älteren Kernen zu einem verschmelzen. Der Unterschied zwischen den ruhenden Furchungskernen dieses Stadiums und denjenigen der vorhergegangenen Stadien kommt auf den Päparaten sehr scharf zum Ausdruck: hier ein einheitlicher Kern mit zwei großen Nucleolen, dort zwei aneinandergeschmiegte Kerne mit zahlreichen, kleineren Nucleolen. Vergleiche die Fig. 12 und 13.

Im Ei der Fig. 13b ist die Teilung der Körnchenzelle nun auch abgeschlossen, das Plasma des einen Teilprodukts ist ganz erfüllt mit den Überresten der von der Teilung herrührenden Ectosomen.

Fünfter Teilungsschritt.

Der Keim kann jetzt schon als Blastula bezeichnet werden (Fig. 14); denn im Innern desselben tritt eine ansehnliche Furchungshöhle auf, sodann nehmen die Blastomeren eine Art kegelförmiger Gestalt an, wobei der verjüngte Teil der Zellen gegen die Furchungshöhle gerichtet ist, und endlich rücken die Zellkerne mehr und mehr an die Oberfläche des Keimes (Fig. 14).

Während bei den vorangegangenen Furchungsteilungen alle Zellen mehr oder weniger zu gleicher Zeit in Teilung traten, und nach Abschluß der Teilung der Keim stets die doppelte Zahl von Blastomeren aufwies als vor der Teilung, ergeben sich von diesem Teilungsschritte an größere Unregelmäßigkeiten in bezug auf die Teilungsgeschwindigkeit der einzelnen Blastomeren. Man ist deshalb genötigt, für die jetzt folgenden Teilungsschritte verschiedene Unterabteilungen zu machen. In der Bezeichnungsweise dieser Unterabteilungen schließe ich mich durchaus derjenigen an, welche Häcker bei *Cyclops viridis* zur Benennung ebensolcher Unterabschnitte zur Anwendung brachte.

Die Bestimmung des jeweiligen Zellenstadiums bereitet jetzt auch einige Schwierigkeit. Bei den ersten Furchungsteilungen des Eies läßt sich ohne weiteres auf den Schnitten bestimmen, welches Zellenstadium man vor sich hat; vom fünften Teilungsschritte an ist jedoch eine genaue Feststellung des Zellenstadiums nicht mehr so einfach. Um hier zu genauen Resultaten zu gelangen, ist natürlich ein genaues Verfolgen und Zählen der einzelnen Kerndurchschnitte auf den aufeinanderfolgenden Schnitten, von denen bei der Schnittdicke von 10 μ 7—10 auf ein Ei kamen, nötig[1]). Ich gehe nun über zur Beschreibung der einzelnen Unterabschnitte unseres vorliegenden Teilungsschritts.

XVI—(XXVIII, E, S).

Wie diese Formel ausdrückt, teilen sich von den 16 Zellen zunächst nur deren 14, welche aber auch unter sich wieder kleinere und größere Phasenunterschiede aufweisen (Fig. 14). In ganz auffallender Weise bleiben aber in der Teilung zwei Zellen zurück: es sind dies die beiden Zellen, die ich mit den Buchstaben *E* und *S* bezeichnet habe. Die Kerne dieser Zellen weisen noch ein typisches Ruhestadium auf.

Nach der oben besprochenen Regel der zunehmenden Phasendifferenz darf man mit Recht den Schluß ziehen, daß diese zwei Zellen, welche so auffallend in der Teilung hinter den übrigen Blastomeren zurückbleiben, die Abkömmlinge der Körnchenzelle des Stadiums (VIII—XVI) sind; denn wie wir dort gefunden haben, teilt sich ja die Körnchenzelle erst, nachdem die andern Zellen wieder in die Ruheperiode eingetreten sind. Diese enorm verspätete Teilung der Körnchenzelle im (VIII—XVI)-Zellenstadium bedingt nun in ganz natürlicher Weise, daß die Produkte dieser Zelle bei dem nächstfolgenden Teilungsschritte ebenfalls sehr bedeutend den andern Blastomeren nachstehen.

---

1) Eine besondere Methode zur Feststellung des jeweiligen Zellenstadiums hat Häcker in seiner »Keimbahn von *Cyclops*« (Seite 87) angegeben.

Jetzt handelt es sich noch darum, festzustellen, welche von den beiden Zellen die neue Keimbahnzelle, beziehungsweise die Zelle ist, welche nach der Teilung der letzten Körnchenzelle die Körnchen als Mitgift erhalten hat. Unsere Fig. 14 kann uns auch darüber Auskunft geben. Im Plasma der mit *S* bezeichneten Zelle findet man nämlich dunkler gefärbte, fleckige Partien. Diese sind zweifellos nichts andres als die in Auflösung begriffenen alten Ectosomen der letzten Körnchenzelle. Greifen wir noch einmal auf das XVI-Zellenstadium zurück, so sehen wir im Ei der Fig. 13b, bei dem die Teilung der Keimbahnzelle vollzogen ist, noch sehr deutlich die im ganzen Plasma des körnchenführenden Produkts zerstreut liegenden, aus den Ectosomen hervorgegangenen Brocken. Allmählich werden diese Brocken vom Plasma aufgelöst und resorbiert, wovon die in der *S*-Zelle der Fig. 14 auftretenden Flecken Zeugnis ablegen.

Es unterliegt daher keinem Zweifel, daß die *S*-Zelle in Fig. 14 vom körnchenführenden Produkte der letzten Ectosomenzelle abstammt, wogegen die *E*-Zelle nach dem obigen das körnchenfreie Produkt repräsentiert.

Wie erwähnt, befinden sich die Kerne beider Zellen noch in tiefster Ruhe zu einer Zeit, wo die übrigen Blastomeren in der Teilung bereits weit voran sind. Bei einer Betrachtung der Kerngerüste der zwei Kerne fällt auch die verschiedene Beschaffenheit derselben auf. Während der Kern der *E*-Zelle sich in keiner Weise von dem normalen Typus eines ruhenden Kernes unterscheidet, hebt sich dagegen das Kerngerüst des Kernes der *S*-Zelle infolge der Nichttingierbarkeit des Kernsafts sehr stark hervor. Auch fehlen dem Kern gewöhnlich größere Nucleolen.

Das Schicksal der *S*- und *E*-Zelle läßt sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung infolge der immer größer werdenden Phasendifferenzen ganz genau verfolgen. Wir werden sehen, daß aus der *S*-Zelle später direkt die beiden Urgeschlechtszellen hervorgehen, während die *E*-Zelle zum größten Teil das Entodermmaterial liefert. Man kann hiernach die *S*-Zelle als letzte »Stammzelle« der Urgenitalzellen bezeichnen, während die *E*-Zelle als Urentodermzelle aufzufassen ist.

(XXVIII, E, S)—(XXVIII, 2 E, S).

Nachdem alle 28 Kerne in die Ruheperiode eingetreten sind, beginnt auch die *E*-Zelle, sich in die Zellen E_1 und E_2 zu teilen (Fig. 15a und 15b). Die Richtung der Teilungsfigur der *E*-Zelle liegt tangential zur Eioberfläche, aber senkrecht zur Verbindungslinie der *E*- und *S*-Zelle. Im Oberflächenschnitt (Fig. 15a) ist demnach nur die eine Hälfte der Spindel-

figur der E-Zelle getroffen, die zweite Hälfte folgt auf dem nächsten Schnitt (Fig. 15b). Die S-Zelle, die noch immer an den halbaufgelösten Brocken im Plasma zu erkennen ist, macht noch keine Miene, ihr Ruhestadium mit einer Teilung zu vertauschen (Fig. 15a).

Sechster Teilungsschritt.

Vor Beginn dieser neuen Furchungsteilung besteht unser Keim aus 28 unter sich indifferenten Zellen, den Ectodermzellen, sodann aus den zwei Entodermzellen E_1 und E_2 und endlich aus der Stammzelle S der beiden Urgeschlechtszellen, im ganzen somit zusammen aus 31 Zellen. Nun beginnt der sechste Teilungsschritt, der zunächst das Stadium

(XXVIII, 2 E, S)—(LVI, 2 E, S)

einleitet. Wie beim letzten Teilungsakte, so treten auch hier wieder nicht alle Ectodermzellen zu gleicher Zeit in Teilung; die Phasenunterschiede zwischen den einzelnen Zellen sind oft ganz beträchtliche. Während manche Kerne schon das Dispirem aufweisen, befinden sich andre noch im Asterstadium (Fig. 16a). In einer der Asterfiguren ist es mir nun auch gelungen, die Zahlenverhältnisse der Chromosomen genau zu studieren. In Fig. 16b habe ich die betreffende Äquatorialplatte in etwas vergrößertem Maßstabe dargestellt. Es sind hier ziemlich deutlich elf längsgespaltene, hufeisenförmige Chromosomen zu zählen. Aus dieser ungeraden Zahl scheint also hervorzugehen, daß das Heterochromosom des Eikerns unter der Veraussetzung, daß der Samenkern fünf normale Chromosomen mit in das Ei bringt, auch während der Furchung als ein vollständiges Chromosom fortbesteht[1]). Irgend bedeutendere Größenunterschiede unter den elf Chromosomen konnte ich nicht auffinden: alle elf Chromosomen sind untereinander annähernd gleichgroß, jedenfalls läßt sich ein durch seine geringe Größe auffallendes Chromosom nicht konstatieren.

Die beiden Entodermzellen E_1 und E_2, von denen auf dem Medianschnitt Fig. 16a nur die eine getroffen ist, verharren noch im Ruhezustand, und auch die S-Zelle, in der sich immer noch Spuren von der Auflösung der alten Ectosomen finden, ist noch weit davon entfernt, in eine Teilung einzutreten.

(LVI, 2 E, S)—(LVI, 4 E, S).

Die Kerne der jetzt auf die Zahl 56 angewachsenen Ectodermzellen besitzen alle das ruhende Kerngerüst, und nunmehr beeilen sich auch die

---

[1]) Auch in den Kernen der beiden Urgeschlechtszellen fand ich elf deutliche, unter sich annähernd gleich große Chromosomen (siehe unten).

zwei Entodermzellen, den sechsten Teilungsschritt nachzuholen. Der Oberflächenschnitt Fig. 17 zeigt die zwei *E*-Zellen in voller Teilung begriffen. Die Stammzelle *S* dagegen verharrt noch im Bläschenstadium.

(LVI, 4 E, S)—(LVI, 4 E, 2 Ug).

Sobald die beiden *E*-Zellen ihre Teilung abgeschlossen haben, rückt endlich die *S*-Zelle, nachdem sie ihre Teilung um zwei volle Teilungsperioden zurückgehalten hat, in die Phase des Muttersterns ein, um sich in die beiden definitiven Urgenitalzellen zu teilen (Fig. 18). Bei diesem fünften Teilungsschritte der Stammzelle treten im Plasma wieder stark färbbare Körnchen auf. Während aber bei den vier ersten Teilungsakten der Keimbahnzelle die Körnchen jeweils im Umkreise nur eines Spindelpols der Zelle sich ansammelten, finden wir sie hier im ganzen Zellraum gleichmäßig zerstreut. Ich werde in einem späteren Abschnitte im allgemeinen Teil auf diese Verschiedenheit noch näher zu sprechen kommen, vorerst sei die Tatsache festgestellt, daß bei der Teilung der letzten Stammzelle im Gegensatz zu deren früheren Teilungen die Ectosomen im ganzen Zellraum auftreten.

Die Teilprodukte der *S*-Zelle sind, wie ich bereits angegeben habe, und wie der weitere Verlauf der Entwicklung erweisen wird, tatsächlich die beiden definitiven Urgeschlechtszellen. Im Ei der Fig. 19, in welchem die neue Furchungsteilung schon begonnen hat, ist die Teilung der *S*-Zelle vollkommen abgeschlossen, und wir erkennen unter anderm die zwei *Ug*-Zellen auch an den im Zellplasma in Auflösung begriffenen alten Körnchen. Das Ei der Fig. 19 ist demselben Eisack entnommen, dem auch das Ei in Fig. 18 angehört. Der Teilungsakt der *S*-Zelle läßt sich daher bis zur definitiven Bildung der *Ug*-Zellen innerhalb des gleichen Eisacks kontinuierlich verfolgen, was die Bestimmung der *Ug*-Zellen als Produkte der *S*-Zelle um so mehr erleichtert und sicherstellt.

Ehe ich zur Beschreibung des nächsten, siebenten Furchungsschritts übergehe, habe ich zuvor noch einen besonderen Fall zu besprechen, in welchem die Stammzelle *S* viel früher zur Teilung schreitet als beim letzt beschriebenen Fall. In Fig. 20 ist dieser Ausnahmefall demonstriert. Das betreffende Ei befindet sich im Übergang vom XXXII- zum LXIV-Zellenstadium. Die Blastomeren zeigen die verschiedenen Teilungsphasen mit Ausnahme zweier Zellen, deren Kerne noch das ruhende Kerngerüst aufweisen. Es sind dies die beiden *E*-Zellen. Diese umgreifen die *S*-Zelle, welche also hier schon in voller Teilung begriffen ist. Die Ectosomen nehmen wieder den ganzen Umkreis der Teilungsfigur in Anspruch. Die Folge dieser frühen Teilung der *S*-Zelle ist dann, daß im nächsten Sta-

dium, im LXII-Zellenstadium, also in dem Stadium, in welches in den meisten Fällen erst die Teilung der *S*-Zelle fällt, sich schon die beiden definitiven Urgeschlechtszellen vorfinden (Fig. 21). In bezug auf den Zeitpunkt der Teilung der *S*-Zelle bestehen somit unter den einzelnen Eiern geringe individuelle Schwankungen. Bei den einen Eiern, welche aber in der Minderzahl sind, teilt sich die Stammzelle *S* um einen halben Teilungsschritt früher als bei den andern Eiern. Im wesentlichen wird natürlich dadurch an der Bildung der beiden *Ug*-Zellen nichts geändert: in beiden Fällen gehen direkt aus der Teilung der *S*-Zelle die zwei definitiven Urgenitalzellen hervor. Vergleiche die Figurenreihe 18—21.

Sowohl in Fig. 20 als auch in Fig. 21 bemerkt man den zweiten Richtungskörper innerhalb des Eies. In Fig. 20 ist er sogar innerhalb der *S*-Zelle zu sehen. Wie schon Häcker in seinen ersten Arbeiten beschrieben hat, und wie ich es bestätigen kann, wird der zweite Richtungskörper, nachdem er bei der Richtungskörperbildung aus dem Ei ausgestoßen wurde, später wieder vom Eiplasma aufgenommen, dabei ist er sehr oft in der Nachbarschaft der Keimzellen anzutreffen. Auf die Beziehungen des Richtungskörpers zu den Körnchenzellen werde ich im allgemeinen Teile noch ausführlicher zurückkommen.

Siebenter Teilungsschritt.

(LVI, 4 E, 2 Ug)—(CXII, 4 E, 2 Ug).

Die Blastula besteht jetzt vor Eintritt der Teilung aus 56 Ectodermzellen, 4 Entodermzellen und den beiden Urgeschlechtszellen *Ug*. Dieser neue Teilungsschritt ergreift zunächst nur diejenigen Ectodermzellen, welche der den *Ug*-Zellen gegenüberliegenden Eihälfte angehören (Fig. 19), um sich dann von hier aus über den ganzen Zellenhaufen wellenartig zu verbreiten. Die Urgeschlechtszellen selbst stehen nicht mehr im Verbande mit den Blastodermzellen, sondern lagern etwas tiefer, der Furchungshöhle zu (Fig. 19). Daß im Plasma der *Ug*-Zellen in diesem Stadium noch Spuren der Auflösung der Ectosomen wahrzunehmen sind, habe ich schon erwähnt. Ganz eigentümlich ist das Verhalten der chromatischen Substanz in den Urgeschlechtszellkernen. Anstatt eines fadenförmigen Kerngerüstes, wie es andere Kerne normalerweise nach einer Teilung aufweisen, ist die gesamte färbbare Substanz in diesen Kernen in schleifenförmigen Gebilden angeordnet, so daß das Ganze den Eindruck eines Knäuelstadiums hervorruft (Fig. 19).

Dieses eigentümliche Verhalten der chromatischen Substanz der Kerne, sowie die besondere Lage der *Ug*-Zellen im Innern des Embryos

ermöglichen es, daß diese Zellen während der weiteren Entwicklungsstadien ohne weiteres sicher und bequem erkannt und verfolgt werden können.

(CXII, 4 E, 2 Ug)—(CXII, 8 E, 2 Ug).

Nach und nach beginnen die Teilungen des siebenten Furchungsschritts auf die den *Ug*-Zellen benachbarten Blastomeren überzugreifen, und zuletzt kommt die Teilung an die vier Entodermzellen (Fig. 22). Drei dieser in Teilung begriffenen *E*-Zellen sind vom Schnitte getroffen, die vierte liegt tiefer und folgt erst auf dem nächsten Schnittbilde. In den beiden etwas tiefer gelegenen Zellen mit der eigenartigen Anordnung der chromatischen Substanz ihrer Kerne erkennen wir wieder die zwei Urgeschlechtszellen. Das nächste Stadium, in welchem nunmehr alle Zellen mit Ausnahme der *Ug*-Zellen den siebenten Furchungsschritt vollendet haben, zeigt die Fig. 23. Im ganzen besteht nun der Keim aus 120 Zellen und den beiden Urgeschlechtszellen (Fig. 33). Mit dem siebenten Teilungsschritt endet der eigentliche Furchungsprozeß, indem durch den nächsten Furchungsschritt der Prozeß der Gastrulation eingeleitet wird.

Achter Teilungsschritt.

(CXX, 2 Ug)—(CCXL, 2 Ug).

Wieder beginnt zuerst die Rückenseite des Embryos, wie man jetzt den den *Ug*-Zellen gegenüberliegenden Teil der Blastula bezeichnen kann, mit der Teilung. Diese ergreift vorerst nacheinander sämtliche Zellen mit Ausnahme einer Gruppe von 10—12, auf der Ventralseite des Embryos gelegenen Zellen, welche sich durch ihre besondere Gestalt scharf von den übrigen Zellen abheben (Fig. 24). Diese Zellen, unter denen die acht Entodermzellen zu suchen sind, sind zu langen Prismen zusammengedrückt. In dem der Eioberfläche zugekehrten Ende beherbergen sie den Kern, während das andre Ende der Zellen weit in die Furchungshöhle hinein vorspringt. Die beiden Urgeschlechtszellen werden von diesen Zellen korbartig umfaßt (Fig. 24).

Die lang-prismatische Gestalt dieser Zellen ist wohl eine Folge der großen Spannung, welche die sich teilenden Ectodermzellen auf die in der Teilung zurückbleibenden ventralen Zellen ausüben. Die Grenze zwischen diesem Entodermpfropf und dem Ectoderm ist eine vollkommen scharfe (Fig. 24). Oben habe ich angedeutet, daß unter dem Entodermpfropf jene acht, während des letzten Stadiums gebildeten Entodermzellen sich befinden. Diese Annahme läßt sich ohne weiteres aus der

Regel der zunehmenden Phasendifferenz entnehmen: jene Entodermzellen, die schon beim siebenten Teilungsschritte zuletzt bei der Teilung an die Reihe kamen, werden auch jetzt wieder unter der Zellgruppe zu suchen sein, welche beim vorliegenden achten Teilungsschritt im Rückstand ist. Außer diesen acht Entodermzellen umfaßt der Entodermpfropf noch einige andre Zellen, über deren Herkunft ich aber keine näheren Angaben machen kann. Ich kann nur soviel sagen, daß sie von Zellen abstammen, welche der nächsten Nachbarschaft der Entodermzellen angehören.

Allmählich greifen die Teilungsvorgänge auch auf die Zellen der Entodermgruppe über, und nach Abschluß dieser Teilung besteht dann der Keim aus 240 Zellen und den beiden Urgeschlechtszellen (Fig. 25). Einige Zellen des Entodermpfropfes gelangen nach der Teilung infolge Raummangels nicht mehr an die Peripherie des Keimes, sie werden deshalb etwas in die Tiefe gedrängt, wo sie die zwei *Ug*-Zellen umgeben (Fig. 25).

Die Urgeschlechtszellen nehmen in diesem Stadium im Gegensatz zu den vorhergehenden Stadien eine etwas andre Gestalt an. Während sie bis dahin eine etwas längliche Form besaßen (Fig. 21—24), runden sie sich mehr und mehr ab (Fig. 25). Auch im Aufbau der chromatischen Substanz der Kerne läßt sich eine Änderung erkennen. Die frühere, nicht recht definierbare Knäuelfigur löst sich nach und nach auf in deutlich getrennte, kurze, noch etwas verschwommene, schleifenförmige Gebilde (Fig. 25).

Neunter Teilungsschritt.
(CCXL, 2 Ug)—(CDLXXX, 2 Ug).

Dieser neunte Teilungsschritt hat den eigentlichen Gastrulationsprozeß im Gefolge. Die Zellen der Rückenseite des Keimes teilen sich wieder zuerst, und in dem Maße, als sich die Teilung über das Ectoderm verbreitet, erfolgt durch den Druck, der von den sich teilenden Ectodermzellen ausgeht, die Einstülpung der gesamten Entodermgruppe. Der Medianschnitt Fig. 26a zeigt diesen Vorgang besonders deutlich. In dieser Figur ist die Teilung eben bis zu den am Rande des Blastoporus stehenden Eckzellen gelangt, und indem die Teilung auch auf die Entodermzellen selbst übergreift, schreitet die Einstülpung immer mehr fort.

Da nun dieser Einstülpung der Entodermplatte sich aber die zwei *Ug*-Zellen entgegenstellen, so kommt es zu einer typischen Bechergastrula (Fig. 26a). Die Urgeschlechtszellen liegen wie in einem Becher, der von den Entodermzellen gebildet wird.

In den Kernen der Genitalzellen haben sich inzwischen weitere Veränderungen vollzogen. Die schon im letzten Stadium gebildeten, aber noch etwas unsicheren Chromatinschleifen haben sich jetzt zu deutlichen Chromosomen verdichtet. In Fig. 26b ist eine von den beiden Genitalzellen mit ihrem Kern etwas vergrößert dargestellt. Es lassen sich auf diesem Bilde elf scharf getrennte schöne Chromosomen mit aller Sicherheit konstatieren. Diese Feststellung ist von großer Wichtigkeit, da dadurch der Beweis erbracht ist, daß die Kerne der zwei Urgeschlechtszellen nicht die reduzierte Zahl, die Zahl 5 + 1 der biserialen Anordnung, sondern die volle Chromosomenzahl 11, die ich auch schon früher im Kern einer Furchungszelle auffinden konnte, enthalten. Größenunterschiede unter den elf Chromosomen lassen sich nicht nachweisen.

Es liegt kein Grund vor, die in Fig. 26b abgebildeten chromatischen Gebilde nicht als typische Chromosomen zu betrachten; denn man kann sich sonst für die in Form und Aussehen an normale Chromosomen erinnernde Gebilde kaum eine andre Erklärung denken. Es bleibt allerdings auffallend, daß in diesem Stadium eine Herausbildung von Chromosomen stattfindet, da, wie wir sehen werden, in nächster Zeit keine Teilung der *Ug*-Zellen erfolgt. Doch wissen wir ja aus den Vorstadien der Eibildung, daß das Keimbläschen zur Zeit des diakinetischen Stadiums ebenfalls Chromosomen ausbildet, ohne daß gleich eine Teilung des Kernes darauf einsetzt. Überhaupt besitzen die kerngeschichtlichen Vorgänge, die sich in den Urgeschlechtszellen abspielen, große Ähnlichkeit mit denen im Keimbläschen. Die nach der Bildung der *Ug*-Zellen in deren Kernen anstatt des fadenförmigen Kerngerüstes hervortretende Knäuelfigur kann als eine dem Knäuel des Kernes der in die Wachstumszone eintretenden Ovocyte ähnliche Bildung aufgefaßt werden. Und wenn dann in den Geschlechtszellkernen die Knäuelfigur nach und nach in normale Chromosomen übergeht, die in loser Anordnung im Kernraume verteilt sind, so erinnert dieses Stadium wiederum sehr an das diakinetische Stadium des Keimbläschens.

Das fernere Schicksal der Urgeschlechtszellen während des Larvenstadiums bis zur Gonadenanlage.

Nach dem neunten Teilungsschritt erfolgt kein einheitlich durchgeführter Teilungsakt mehr, der sich auf alle Zellen des Embryos in gleichmäßiger Weise erstreckt. Die Teilungen der einzelnen Zellgruppen erfolgen jetzt ganz unabhängig voneinander.

Die Urgeschlechtszellen sind in den nun folgenden Stadien immer leicht und sicher zu erkennen sowohl an ihrer Lage im Innern des Embryos und ihrer Größe, welche die der Somazellen bedeutend übertrifft, als auch an dem eigentümlichen Verhalten der chromatischen Substanz ihrer Kerne. Wie uns vom letzten Stadium her bekannt ist, hat sich die chromatische Stubstanz in den Urgeschlechtszellkernen in Form von typischen Chromosomen angeordnet; bald jedoch gehen weitere Veränderungen in den zwei Kernen vor sich. Die Chromosomen verkürzen sich sehr stark, und das Endergebnis dieses Verkürzungsprozesses stellen Gebilde dar, welche mit den Vierergruppen, die in der biserialen Anordnung auftreten, zu vergleichen sind (Fig. 27a). Man kann nämlich manchmal deutlich wahrnehmen, wie diese Gebilde durch zwei aufeinander senkrecht stehende Kerben in vier Chromatinportionen geteilt sind (Fig. 27a).

Dieser Befund ist nun weiterhin insofern interessant, als Schiller (1908 und 1909) in seiner Arbeit über »Künstliche Erzeugung ‚primitiver' Kernteilungsformen bei *Cyclops*« ebenfalls zwei Urgeschlechtszellkerne von *Cyclops strenuus* abgebildet hat, welche so ziemlich ähnliche vierteilige Chromatingebilde aufweisen, wie ich sie eben beschrieben habe. Schiller glaubt, die Entstehung dieser »Vierergruppen« bei seinem Objekte auf die Wirkung eines mechanischen Reizes (er hat die betreffenden Eisäcke zuvor mit einem Messer angeschnitten und dann die Tiere mit den so behandelten Eisäcken noch 2—3 Stunden weiter leben lassen) zurückführen zu können. Durch meine Befunde bei *C. fuscus* var. *distinctus* wird aber eine solche Auffassung zum mindesten zweifelhaft, da, wie ich oben zeigen konnte, ähnliche Gebilde in den Urgeschlechtszellkernen auch ohne mechanische Eingriffe entstehen.

Ferner hat Schiller in seiner Figur nur elf derartige Vierergruppen abgebildet; diese Zahl würde also, da die normale Chromosomenzahl von *C. strenuus* 22 beträgt, der reduzierten Chromosomenzahl entsprechen. Dies würde aber meiner Angabe, nach welcher die Urgeschlechtszellen von *C. fuscus* var. *distinctus* die volle Chromosomenzahl enthalten, widersprechen. Da ich nun nicht annehmen kann, daß das Anschneiden der Eisäcke eine Reduktion der Chromosomenzahl in den Urgeschlechtszellkernen zur Folge hat, so möchte ich vermuten, daß die beiden von Schiller abgebildeten Urgeschlechtszellen nicht einem Ei von *C. strenuus* angehören, sondern vielmehr einem *C. fuscus* var. *distinctus*-Ei. Zu dieser Annahme halte ich mich um so mehr berechtigt, als ich in den Urgeschlechtszellkernen von *Cyclops insignis*, also dem allernächsten Verwandten des *Cyclops strenuus*, der namentlich in der Chromosomenzahl

mit *C. strenuus* übereinstimmt, ungefähr 22 jener vierteiligen Chromatingebilde auffinden konnte. In Fig. 27c habe ich den Kern einer Urgeschlechtszelle von *C. insignis* abgebildet. Infolge der dichten Aneinanderlagerung mehrerer »Vierergruppen« lassen sich nicht genau 22 »Vierergruppen« feststellen, immerhin läßt sich aber aus dem Bilde soviel mit aller Deutlichkeit entnehmen, daß es mehr als elf solcher vierteiligen Gebilde sind.

Wir kehren jetzt wieder zu unserm Objekte zurück. Die »Vierergruppen« in den Urgeschlechtszellkernen bleiben als solche nicht lange bestehen. Zunächst verteilen sich diese auf zwei vollständig von einander getrennte Gruppen, alsdann verlieren sie allmählich ihre Form, und ungefähr im Stadium des dreigliedrigen Embryos findet sich die gesamte färbbare Substanz der Kerne in zwei gleich großen, scharf voneinander getrennten, dichten knäuelförmigen Figuren angesammelt (Fig. 27b). In diesem Zustande überdauern die zwei Urgeschlechtszellen das gesamte Nauplius- und Larvenstadium bis zu dem Zeitpunkte, wo aus ihnen durch Teilung die Gonadenanlage hervorgeht. Den Beweis, daß tatsächlich aus den zwei als Urgeschlechtszellen bezeichneten Zellen die Geschlechtsorgane ihre Entstehung nehmen, werde ich bei Besprechung einer andern Species, *Diaptomus coeruleus*, erbringen.

Kurzer Rückblick auf die bei C. f. v. distinctus gewonnenen Ergebnisse.

In kurzem Überblick ergeben sich für die Entwicklung der Keimbahn bei *C. fuscus* var. *distinctus* folgende festgegründete Tatsachen:

1. Während der ersten Furchungsteilungen ist eine bestimmte Folge von Zellen, die Keimbahn, durch das Auftreten von Körnchen, die sich bei der Teilung jeweils um einen Spindelpol der Teilungsfigur ansammeln, gekennzeichnet.

2. Die Körnchen oder Ectosomen entstehen immer erstmals während des Stadiums der Diakinese, vermehren sich während der nächst folgenden Phasen noch bedeutend und verschmelzen gegen das Ende der Teilung zu größeren, unförmigen Brocken, welche allmählich während der Ruheperiode der Zelle aufgelöst werden.

3. Die neue Körnchenzelle geht stets vom körnchenführenden Produkte der alten Körnchenzelle hervor, was direkt dadurch bewiesen werden kann, daß sich in der neuen Körnchenzelle immer noch unaufgelöste Überreste der Ectosomen der alten Körnchenzelle vorfinden; alle Körnchenzellen stammen somit in direkter Linie von einander ab.

4. Vom II-Zellenstadium an bleibt die Körnchenzelle immer in der Teilung hinter den andern Furchungszellen zurück; es ergibt sich eine Phasendifferenz, welche in immer stärkerem Maße in den höheren Furchungsteilungen zunimmt.

5. Aus dem körnchenführenden Produkte der Körnchenzelle des vierten Teilungsakts, der Stammzelle *S*, gehen, nachdem diese sich an dem fünften Furchungsschritte nicht beteiligte, gegen Ende des sechsten, im LX-Zellenstadium, die beiden definitiven Urgeschlechtszellen hervor; bei dieser Teilung der *S*-Zelle erscheinen die Ectosomen im ganzen Zellraume.

6. In Ausnahmefällen beginnt die *S*-Zelle sich etwas früher zu teilen, nämlich schon während des Übergangs des XXX- zum LX-Zellenstadium.

7. Die Urgeschlechtszellen verlieren den Verband mit dem Blastoderm, sie werden allmählich in die Tiefe gedrängt.

8. Die chromatische Substanz der Urgeschlechtskerne macht eine Reihe von Veränderungen durch, welche sehr an die Vorgänge im Keimbläschen erinnern. Aus dem fadenförmigen Knäuel, welcher anstatt eines fadenförmigen Gerüstwerks nach der Teilung der *S*-Zelle in den Geschlechtskernen auftritt, bilden sich nach und nach deutlich geformte Chromosomen heraus. Die Zahl dieser Chromosomen entspricht der Normalzahl 11 der Chromosomen bei *C. fuscus* var. *distinctus*. Bald verkürzen sich die Chromosomen zu allerdings etwas undeutlichen »Vierergruppen«, welche sich dann ihrerseits im Kernraume in zwei Gruppen scheiden, die sich zu dichten Fadenknäueln umbilden. In dieser Form der Anordnung der chromatischen Substanz persistieren die Urgeschlechtszellen längere Zeit im Embryo.

Cyclops viridis Jurine.

Diese Form diente Häcker (1897) als Objekt bei seinen Studien über die Differenzierung der Geschlechtszellen des *Cyclops*-Eies. Die Verhältnisse, die sich bei *C. viridis* finden, weichen nun in mancher Beziehung von denen bei *C. fuscus* var. *distinctus* ab. In erster Linie verschwinden nämlich bei *C. viridis* die Überreste der Ectosomen während der Kernruhe vollständig, so daß in der neuen Körnchenzelle von alten Körnchen nichts mehr zu sehen ist. Häcker konnte deshalb auch nur auf indirektem Wege beweisen, daß die neue Körnchenzelle von der des letzten Stadiums abstammt. Die Regel der zunehmenden Phasendifferenz kam ihm dabei zu Hilfe. Die Körnchenzellen teilen sich auch bei *C. viridis* etwas langsamer als die übrigen Blastomeren, und zwar nimmt diese Phasendifferenz

in den höheren Furchungsstadien immer mehr zu. Daraus zog Häcker mit Recht den Schluß, daß alle Körnchenzellen jeweils in direkter Linie voneinander abstammen; die Frage aber, ob dabei das körnchenführende Produkt oder das körnchenfreie die neue Körnchenzelle abgibt, mußte er unentschieden lassen.

Infolge des besonders günstigen Umstandes, daß bei *C. fuscus* var. *distinctus* die Keimbahnzellen immer noch Überreste der alten Körnchen in sich schließen, konnte ich den ersten Punkt voll bestätigen; den zweiten Punkt aber konnte ich dahin entscheiden, daß die neue Körnchenzelle stets vom körnchenführenden Produkte der alten abstammt.

Was die Bildung der Urgeschlechtszellen betrifft, so nimmt diese nach der Beschreibung Häckers bei *C. viridis* einen etwas andern Verlauf als bei *C. fuscus* var. *distinctus*. Nach Häcker erfolgt die Bildung der *Ug*-Zellen bei *C. viridis* folgendermaßen: Die Stammzelle *S* der Urgeschlechtszellen, welche bei *C. viridis* erst gegen Ende des fünften Teilungsschritts gebildet wird, tritt, nachdem sie den sechsten Teilungsakt ausfallen ließ, am Schluß des siebenten Furchungsschritts in Teilung ein. Die Ectosomen, die dabei auftreten, erfüllen den ganzen Zellraum. Während ich nun aber bei *C. fuscus* var. *distinctus* nachweisen konnte, daß die Produkte der *S*-Zelle schon die definitiven *Ug*-Zellen darstellen, versuchte Häcker zu beweisen, daß die Teilung der *S*-Zelle zunächst zu einer *A*- und *B*-Zelle führe. Während die *B*-Zelle in den Verband der Blastodermzellen zurückkehre und dort nicht mehr weiter verfolgt werden könne, rücke die *A*-Zelle in die Tiefe, wo sie während des achten Furchungsschritts durch Teilung erst die beiden Urgeschlechtszellen liefere. Bei dieser Teilung der *A*-Zelle erscheinen dann wieder Körnchen im ganzen Umkreise der Teilungsfigur. Nach Häcker würde also die Stammzelle *S* zuerst eine »vorbereitende« Teilung ausführen, welche zu der »primären Urgenitalzelle« *A* führt. Wir werden später im allgemeinen Teile erfahren, warum eine solche »vorbereitende« Teilung der *S*-Zelle gar nicht verständlich wäre, und ich konnte deshalb auch kaum annehmen, daß die Bildung der *Ug*-Zellen bei *C. viridis* in einem so wesentlichen Punkte von andern Arten abweiche. Ich konnte nämlich noch bei mehreren Formen (*Cyclops albidus*, *C. fuscus* und *Diaptomus coeruleus*) nachweisen, daß bei diesen ebenfalls die *S*-Zelle direkt die *Ug*-Zellen liefert. Ich habe deshalb die Entwicklung der Urgeschlechtszellen bei *C. viridis* nachuntersucht und konnte mich dabei überzeugen, daß eine vorbereitende Teilung der *S*-Zelle im Sinne Häckers nicht stattfindet, sondern daß die *Ug*-Zellen direkt aus der *S*-Zelle entstehen.

Bei *C. viridis* erfolgt die Bildung der *E*- und *S*-Zellen erst während des fünften Teilungsschritts (bei *C. fuscus* var. *distinctus* schon im vierten Teilungsakt). Die den bei *C. fuscus* var. *distinctus* entsprechenden Stadien sind deshalb bei *C. viridis* jeweils um einen Teilungsschritt vorgeschoben. Beim sechsten Furchungsschritt teilen sich alle Zellen, auch die *E*-Zelle, mit Ausnahme der *S*-Zelle, welche mit der Teilung aussetzt. Die Endphase des siebenten Teilungsschritts, das Stadium (CXX, 2 *E*, *S*)—(CXX, 4 *E*, *S*) zeigt uns Fig. 28. Die zwei *E*-Zellen befinden sich eben in Teilung, während die etwas tiefer gelegene *S*-Zelle immer noch in tiefster Ruhe verharrt. Nach Häcker würde nun in diesem Stadium die *S*-Zelle ebenfalls in Teilung treten, doch habe ich auf sehr vielen Präparaten die *S*-Zelle in dieser Zeit nie in Teilung angetroffen. Auch während der beiden nächsten Stadien, der Stadien (CXXIV, *S*) (Fig. 29) und (CXXIV, *S*)-(CCXLVIII, *S*), Anfangsphase des achten Teilungsschritts (Fig. 30), findet man die *S*-Zelle noch im Ruhezustand; erst gegen Ende des achten Teilungsschritts im Stadium (CXXIV, *S*)—(CCXLVIII, 2 *Ug*), teilt sie sich in die beiden Urgeschlechtszellen, wobei Körnchen wieder allseitig im Plasma auftreten (Fig. 31a).

Aus dieser Darstellung geht also hervor, daß die Bildung der Urgeschlechtszellen sich nicht in der Weise abspielt, wie sie Häcker beschrieben hat.

Es können nun allerdings bei *C. viridis*, ebenso wie bei *C. fuscus* var. *distinctus*, individuelle Verschiedenheiten in bezug auf den Zeitpunkt der Teilung der *S*-Zelle vorkommen (was ich aber auf meinen zahlreichen Präparaten nicht konstatieren konnte), und Häcker hat wohl ein derartiger Fall vorgelegen, in welchem die *S*-Zelle sich früher teilt als für gewöhnlich. Doch darf man dann in diesem Falle, glaube ich, nicht die Schlußfolgerung Häckers ziehen, wonach dies erst einen vorbereitenden Teilungsakt bedeutet; denn wie uns der nämliche Fall bei *C. fuscus* var. *distinctus* belehrt hat, gehen auch aus der sich früher teilenden *S*-Zelle direkt die beiden Urgeschlechtszellen hervor.

Der einzige Unterschied zwischen der Bildung der *Ug*-Zellen bei *C. viridis* und derjenigen bei andern Formen (z. B. *C. fuscus* var. *distinctus* und *C. albidus*) liegt darin, daß bei *C. viridis* sich die *S*-Zelle sehr spät teilt, nämlich erst am Ende des achten Teilungsschritts, im Gegensatz zu den eben genannten Formen, bei denen die *S*-Zelle schon am Schlusse des sechsten Furchungsschritts zur Teilung schreitet.

Ein kernteilungsgeschichtliches Interesse beansprucht noch die Fig. 31b. Diese zeigt die Äquatorialplatte einer sich teilenden *S*-Zelle. In diesem Aster lassen sich ungefähr zwölf längsgespaltene Chromosomen

feststellen. Es kommen somit in die zwei *Ug*-Zellen zwölf Chromosomen, welche der normalen Chromosomenzahl von *C. viridis* (sechs Chromosomen in der biserialen Anordnung) entsprechen.

Cyclops albidus Jurine.

Diese Art ist zu den perennierenden Formen zu rechnen, die man jederzeit als geschlechtsreife, sich fortpflanzende Individuen antrifft. *Cyclops albidus* tritt nie in größerer Individuenzahl auf, wie dies von andern Formen her bekannt ist, z. B. von *Cyclops strenuus*. In seiner Gesellschaft ist gewöhnlich *Cyclops fuscus* zu finden, mit dem er seinen Aufenthaltsort teilt.

C. albidus besitzt bedeutend kleinere Eier als unsre zuerst besprochene Form, *C. fuscus* var. *distinctus*, und infolgedessen sind auch die Furchungszellen und -kerne erheblich kleiner; doch konnte ich den ganzen Entwicklungsgang der Keimbahnzellen vom befruchteten Ei bis zum Larvenstadium genau verfolgen, und es zeigte sich dabei, daß in manchen Punkten die Verhältnisse einfacher und klarer liegen als bei *C. fuscus* var. *distinctus*. Da die Entwicklung der Keimbahnzellen bei *C. albidus* im wesentlichen in derselben Art und Weise verläuft wie bei *C. fuscus* var. *distinctus*, so kann ich mich im folgenden kurz fassen und brauche nur die Punkte, die etwas Neues bieten, im besonderen zu berücksichtigen.

I. Teilungsschritt.

Die Entwicklung der Ectosomen während der ersten Furchungsteilung wird uns in der Figurenreihe 32—34 vorgeführt. In Fig. 32 sieht man, wie die Körnchen, während sich die Chromosomen zur Äquatorebene anordnen, zunächst als feine Tröpfchen erscheinen. Während der Teilung erfahren dann diese noch eine bedeutende Zunahme (Fig. 33), und im Stadium der dicentrischen Wanderung der Chromosomen haben sie ihre höchste Entfaltung erreicht (Fig. 34). Von hier ab beginnt der regressive Prozeß der Körnchen, welcher zu den uns wohlbekannten, aus mehreren kleineren Körnchen zusammengeschmolzenen, unförmigen Brocken führt (Fig. 35). Über das Schicksal der Brocken während der Kernruhe belehrt uns Fig. 36. Hier läßt sich keine Spur mehr von den Brocken nachweisen; diese werden somit vom Plasma vollkommen resorbiert. Die Eier der zwei Figuren 35 und 36 gehören demselben Eisack an, und man kann in diesem Eisack bei den verschiedenen Eiern die allmähliche Auflösung der Brocken Schritt für Schritt verfolgen.

Die weiteren Furchungsstadien.

Für die nächsten Furchungsstadien gilt in bezug auf den Verlauf der Körnchenerscheinung das nämliche: beim Übergang des diakinetischen Stadiums zur Asterphase kommen die Ectosomen erstmals zum Vorschein, und während der Kernruhe verschwinden sie vollständig. Die Körnchenzelle teilt sich dabei wiederum etwas langsamer als die andern Zellen, und diese Phasendifferenz steigert sich immer mehr, so daß beim vierten Teilungsakte die Körnchenzelle erst dann in Teilung tritt, nachdem alle andern Blastomeren schon wieder in die Ruheperiode eingetreten sind (Fig. 37). Die Produkte dieser Körnchenzelle sind unsre bekannten *S*- (Stammzelle der Urgeschlechtszellen) und *E*- (Urentodermzelle) Zellen (Fig. 38 und 39). Die *S*-Zelle, die an den im Plasma halb aufgelösten Ectosomen zu erkennen ist, setzt beim fünften Teilungsakte mit der Teilung aus (Fig. 38 und 39), und auch während der Anfangsphasen des sechsten Furchungsschritts verharrt sie noch im Bläschenstadium (Fig. 40 und 41). Erst ganz am Schlusse dieses sechsten Teilungsschritts findet man sie in voller Teilung begriffen, wobei die Ectosomen wieder allseitig im Plasma auftreten (Fig. 42).

Einer ganzen Reihe von Präparaten nach zu urteilen, erfolgt die Teilung der *S*-Zelle immer in diesem Stadium; individuelle Variationen bezüglich des Zeitpunkts der Teilung der Stammzelle *S*, wie ich sie bei *C. fuscus* var. *distinctus* auffinden konnte, kommen also bei *C. albidus* nicht vor. Bei dieser Form wäre somit schon von vornherein eine vorbereitende Teilung der *S*-Zelle im Sinne Häckers vollkommen ausgeschlossen.

Der weitere Verlauf der Entwicklung spielt sich von jetzt ab genau in derselben Weise ab wie bei *C. fuscus* var. *distinctus* (Fig. 43—47). Die Produkte der *S*-Zelle, die zwei definitiven Urgenitalzellen, in deren Plasma noch längere Zeit hindurch die halb aufgelösten, von der Teilung der *S*-Zelle stammenden Ectosomen zu konstatieren sind, werden während des siebenten und achten Teilungsschritts (Fig. 43, 44 und 45) allmählich in die Tiefe gedrängt.

Das dreigliedrige Embryostadium zeigt noch die Fig. 47. Inmitten des Keimes liegen die Urgenitalzellen, deren Kerne auch hier wieder jene eigentümliche Anordnung der chromatischen Substanz in zwei völlig getrennte, dichte Knäuelfiguren erkennen lassen.

Cyclops fuscus Jurine.

Über den Entwicklungsgang der Keimbahnzellen bei dieser Form ist nicht viel wesentlich Neues zu berichten. Die Keimbahnzellen sind

auch hier durch das Auftreten von Körnchen, die während der Anfangsphasen der Teilung erscheinen, ausgezeichnet. Vgl. die Fig. 48 (erster Furchungsschritt) und 49 (zweiter Furchungsschritt). In Fig. 49 kommt auch die Verlangsamung der Teilungsgeschwindigkeit der Körnchenzelle gegenüber ihrer Schwesterzelle zum Ausdruck.

Aus der Körnchenzelle des fünften Teilungschritts (Fig. 50) gehen wieder die *E*- und *S*-Zellen hervor (Fig. 51). Die *S*-Zelle, kenntlich an den in ihrem Zellplasma in Auflösung begriffenen alten Körnchen (Fig. 51), macht den sechsten Teilungsschritt der Ectodermzellen nicht mit; sie teilt sich erst wieder gegen Ende des siebenten Furchungsschritts (Fig. 52) in die beiden definitiven Urgenitalzellen (Fig. 53), wobei wieder die Ectosomen im ganzen Umkreise der Teilungsfigur erscheinen (Fig. 52). Die Bildung der *E*- und *S*-Zellen findet bei *C. fuscus*, wie gesagt, erst am Schlusse des fünften Teilungsakts statt.

In diesem Punkte weicht nun die Entwicklung des Eies von *C. fuscus* etwas von derjenigen von *C. fuscus* var. *distinctus* und *C. albidus* ab. Wie wir dort gefunden haben, erfolgt die Bildung der *E*- und *S*-Zellen schon gegen das Ende des vierten Teilungsschritts. Vgl. die Fig. 13a und 14; 37 und 38. Bei *C. viridis* dagegen treffen wir wieder die *E*- und *S*-Zellen, wie bei *C. fuscus*, erst nach Abschluß des fünften Teilungsschritts an. In diese Kategorie gehört in dieser Beziehung auch *Diaptomus coeruleus* (Fig. 73 und 74). Mit der Verschiedenheit dieser Verhältnisse bei den einzelnen Formen steht im Zusammenhange die Verschiedenheit bei den einzelnen Arten in bezug auf den Zeitpunkt der Teilung der *S*-Zelle. Während bei den Formen, bei denen die *S*-Zelle schon nach dem vierten Teilungsakte anzutreffen ist, sich die *S*-Zelle gegen Schluß des sechsten Furchungsschritts in die zwei Urgenitalzellen teilt (C. *fuscus* var. *distinctus*, Fig. 18 und *C. albidus*, Fig. 42), erfolgt bei den andern Arten, bei welchen die *S*-Zelle nach dem fünften Furchungsschritt gebildet wird, die Bildung der *Ug*-Zellen erst nach dem siebenten Teilungsakte (*C. fuscus*, Fig. 52 und *Diaptomus coeroleus*, Fig. 78a). Eine Ausnahme hiervon macht *C. viridis*, bei dem die *S*-Zelle sich noch später teilt, nämlich erst während des achten Teilungsschritts (Fig. 31a).

Cyclops strenuus Fischer.

Was weite Verbreitung und häufiges Vorkommen anbelangt, nimmt diese Form eine der ersten Stellen ein. Während seiner Hauptfortpflanzungszeit beherrscht dieser Copepode gewöhnlich im Tümpel das ganze Feld, d. h. es kommt neben ihm im gleichen Tümpel keine andre Form mehr vor, und zu solchen Zeiten tritt er dann geradezu in Unmassen auf.

Da er fast das ganze Jahr über anzutreffen ist, — er gehört zu den perennierenden Formen — so bereitet die Gewinnung von reichlichem Material keine größeren Schwierigkeiten.

Ich habe von *C. strenuus* nur die ersten Furchungsstadien des Eies genauer untersucht.

I. Furchungsteilung.

(I—II)-Zellenstadium.

Ehe ich auf die Vorgänge der Furchungsteilung eingehe, habe ich zuvor eine Erscheinung mitzuteilen, welche ich bei einer Reihe von Eiern beobachten konnte. In Fig. 54 ist ein Ei abgebildet, welches das Stadium der Copulation der Geschlechtskerne aufweist. Im ganzen Zellraume dieses Eies findet man nun im Plasma, mehr oder weniger regelmäßig angeordnet, stark färbbare Körnchen. Diese Körnchen, welche von verschiedener Größe sind, haben scharf umgrenzte Konturen und sind von runder Form. Bei einer ganzen Anzahl von Eiern, welche die verschiedenen Stadien vor und während der Copulation der Geschlechtskerne zeigen, konnte ich solche Körnchen auffinden.

Bei der ersten Inangriffnahme glaubte ich zuerst eine Identität dieser Körnchen mit unsern bekannten Ectosomen feststellen zu können, doch legte bald eine eingehendere Betrachtung dieser Verhältnisse die Unwahrscheinlichkeit einer solchen Auffassung dar.

Vor allem muß daran erinnert werden, daß schon aus der ganzen Art der Lagerung der Körnchen geschlossen werden muß, daß eine Identität mit den Ectosomen nicht vorliegen kann. Denn wie wir ja gesehen haben, treten die Ectosomen in dichter Ansammlung jeweils immer nur um einen Spindelpol der sich teilenden Keimbahnzelle auf, und erst bei der Teilung der letzten Stammzelle erscheinen sie im ganzen Zellraum verteilt. Unsre Körnchen in Fig. 54 aber finden sich schon im noch ungefurchten Ei vor und während der Copulation der Geschlechtskerne im ganzen Eiraume mehr oder weniger regelmäßig zerstreut.

Was dann die Färbbarkeit der Körnchen betrifft, so färben sich diese mit Hämatoxylin ungleich intensiver als die Ectosomen.

Endlich sind für die Beurteilung unsrer Körnchen zwei weitere Befunde von großer Wichtigkeit. Einmal findet man diese körnchenartigen Gebilde durchaus nicht bei allen Eiern, nur bei einer beschränkten Anzahl von Eiern konnte ich solche konstatieren, und zum andern ist das Vorkommen der Körnchen nicht bloß auf die Stadien der Copulation der Geschlechtskerne beschränkt, sondern man trifft sie auch bei schon ge-

furchten Eiern, wie z. B. im II-, IV-, ja sogar noch im XXXII-Zellenstadium und zwar neben den Ectosomen.

Diese Betrachtungen, und namentlich die zwei letzten Punkte zeigen somit, daß wir es bei den in Fig. 54 dargestellten Körnchen unmöglich mit einer den Ectosomen ähnlichen Erscheinung zu tun haben.

Was nun die Bedeutung dieser Gebilde anbelangt, so können zwei Auffassungen in Betracht kommen. Entweder sind die Körnchen als reine, durch die Fixation hervorgerufene Niederschlagsprodukte des Plasmas zu betrachten, oder aber stehen sie, was wohl das Wahrscheinlichste ist, im Zusammenhange mit der Pigmentierung der Eier. *C. strenuus* besitzt nämlich zuweilen sehr schön lebhaft braun gefärbte Eier, und in eben solchen Eiern konnte ich derartige Körnchen auffinden, während die nicht braun gefärbten, die grau-schwärzlichen Eier, die hauptsächlich sich bei den Herbstformen finden, der Körnchen entbehren. Auch Häcker hat solche Körnchen bei seinem Objekte, *C. viridis*, gefunden, was ihn ebenfalls veranlaßt hat, sie mit Pigmentkörnern zu identifizieren.

Ich komme jetzt zur Beschreibung der wirklichen Ectosomen. Diese erscheinen zum ersten Male während des diakinetischen Stadiums (Fig. 55) in Form von zunächst feinen Tröpfchen. Während des weiteren Verlaufs der Teilung nehmen sie dann aber rasch an Masse zu (Fig. 56a).

Über die Zahlenverhältnisse der Chromosomen des ersten Furchungskerns unterrichtet uns die Äquatorialplatte der Fig. 57a. Man zählt hier 22 schöne, längsgespaltene Chromosomen. *Cyclops strenuus* besitzt in der biserialen Anordnung elf Chromosomen (Braun 1908, 1909), die Zahl 22 repräsentiert also die für die Species normale Chromosomenzahl. Auch in einer Furchungszelle des II-Zellenstadiums konnte ich in der Asterphase 22 längsgespaltene Chromosomen feststellen (Fig. 57b).

Nachdem die Ectosomen den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht haben, setzt die rückbildende Metamorphose wieder ein. Die Fig. 58 zeigt die Körnchen im Stadium des Dispirems in Auflösung begriffen. Die Auflösung der Körnchen während der Rekonstitution und der Ruheperiode der neu entstehenden Furchungskerne ist wie bei *Cyclops albidus* eine vollständige: in Fig. 59 ist keine Spur mehr von Körnchen zu sehen.

Die weiteren Furchungsstadien.

Die nächsten Furchungsteilungen bieten, was die Ectosomenerscheinung anbelangt, nichts Neues mehr: stets erscheinen die Körnchen während

der Teilung der Keimbahnzelle (Fig. 60, (IV—VIII)-Zellenstadium), und während der Ruheperiode der Zelle verschwinden sie vollständig. Auch hier bleibt die Körnchenzelle in den höheren Furchungsschritten in der Teilung immer mehr hinter den übrigen Blastomeren zurück.

Cyclops insignis Claus.

Dieser Copepode ist der nächste Verwandte des *C. strenuus*. Durch die Liebenswürdigkeit meines Freundes, Herrn Dr. H. Matscheck, der diese Form zum erstenmal in Württemberg aufgefunden hat, bekam ich diesen *Cyclops* zur Untersuchung. *C. insignis* ist eine ausgesprochene Winterform, die erst im Spätherbst aufzutreten beginnt, Ende Dezember-Januar in Fortpflanzung tritt und dann bald wieder verschwindet. Im Frühjahr und Sommer findet man *C. insignis* überhaupt nicht.

Ich besitze von ihm nur wenige Präparate, doch ließ sich aus ihnen entnehmen, daß auch bei dieser Species sich die Keimbahnzellen durch die Ectosomenerscheinung auszeichnen (Fig. 61).

Ich habe jetzt noch eine Anzahl von seltener vorkommenden *Cyclops*-Arten untersucht; da ich mich aber bei diesen Formen nur darauf beschränkt habe, den Nachweis zu führen, daß auch bei ihnen die Keimbahnzellen durch das Auftreten von Körnchen charakterisiert sind, so möge daher nur kurz auf die folgenden Figuren verwiesen werden.

Die zwei Figuren 62 und 63 beziehen sich auf Eier von *Cyclops Leuckarti* Claus. Das Ei in Fig. 62 befindet sich eben im Übergang vom II- zum IV-Zellenstadium, und im Ei der Fig. 63 ist die Teilung abgeschlossen; die Furchungskerne sind wieder in die Ruheperiode zurückgekehrt. Die während der Teilung der Keimbahnzelle produzierten Ectosomen verschwinden in der Ruhezeit der Zelle vollkommen (Fig. 63). Sehr auffallend kommt in beiden Eiern die Autonomie der Kernhälften zum Ausdruck. In Fig. 64 habe ich eine Urgeschlechtszelle mit Kern abgebildet. Die chromatische Substanz zeigt wieder die Anordnung in zwei vollkommen getrennte Knäuelfiguren. Während der eine Fadenknäuel eine sehr dichte Beschaffenheit aufweist, zeigt der andre Knäuel ein sehr lockeres Gefüge. Häcker (1896) hat diese physiologisch differente Verfassung der beiden Fadenknäuel auch schon auffinden können und zwar bei *Cyclops viridis*.

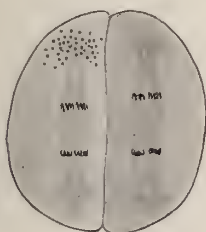
Das Ei in Textfig. 1 stammt von einem *Cyclops bicuspidatus* var. *odessana* Schmankewitsch; es zeigt ebenfalls den Übergang vom II- zum IV-Zellenstadium. Auch hier ist die Autonomie der Kernhälften sehr

stark ausgeprägt. Die Körnchenzelle zeigt schon eine geringe Teilungsphasendifferenz.

Von *Cyclops Dybowskii* Lande habe ich in Textfig. 2 ein Ei abgebildet, welches sich auf dem II-Zellenstadium befindet. Im körnchenführenden Produkte sind die Ectosomen eben in Auflösung begriffen.

Die erste Furchungsspindel von *Cyclops vernalis* Fischer und von *Cyclops gracilis* Lilljeborg ist in Textfig. 3, beziehungsweise in Textfig. 4

Textfig. 1.



Textfig. 2.

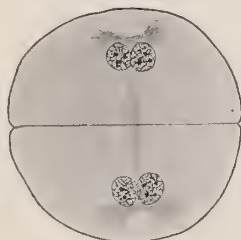


Fig. 1[1]). Ei von *Cyclops bicuspidatus* var. *odessana*. St. II—IV.
Fig. 2. Ei von *Cyclops Dybowskii*. II-Zellenstadium.

Textfig. 3.



Ei von *Cyclops vernalis*.
I. Furchungsspindel.

Textfig. 4.



Ei von *Cyclops gracilis*.
I. Furchungsspindel.

dargestellt. In beiden Eiern gewahrt man um den einen Spindelpol herum eine Ansammlung von rundlichen Körnchen: es sind dies unsre bekannten Ectosomen, welche auch bei diesen beiden Formen die Keimbahnzellen während der Teilung vor den andern Blastomeren auszeichnen.

Diaptomus castor Jurine.

Dies ist ein besonders großer, schön braun, zuweilen auch grün gefärbter Copepode. Er zählt zu den monocyklisch sich fortpflanzenden

[1]) In den Textfiguren sind die Körnchenzellen bzw. die Urgeschlechtszellen durch einen helleren Ton gekennzeichnet.

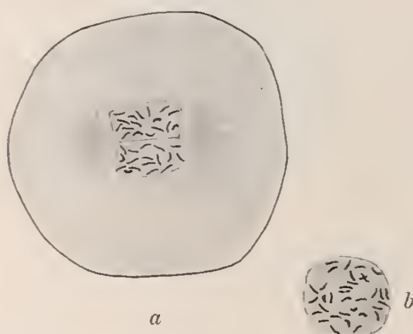
Arten, indem er nur einmal des Jahres in lebhafte Fortpflanzung tritt und dann spurlos verschwindet. Die Eier, die von einer starken Gallertschicht im Eisacke zusammengehalten werden, sind ziemlich groß.

Von *Diaptomus castor* liegen mir die ersten Entwicklungsstadien des Eies vor.

I. Teilungsschritt.

In Textfig. 5a habe ich ein Ei abgebildet, in welchem die beiden Geschlechtskerne die Phase der Diakinese erreicht haben. In jedem

Textfig. 5.

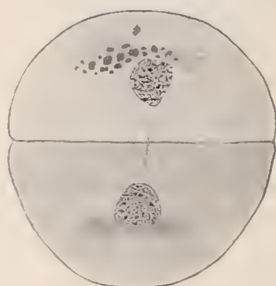


Textfig. 6.



Fig 5*a*. *Diaptomus castor*. Std. I—II. Diakinese. In jedem Pronucleus 17 Chromosomen. *b*. *D. castor*. (Leitz, hom. Oel.-Im. $^{1}/_{12}$, Oc. 4). Furchungskern eines IV-Zellenstadiums, Diakinese, 34 Chromosomen.
Fig. 6. *D. castor*. Stad. I—II. I. Furchungsspindel; erstes Hervortreten der Ectosomen.

Textfig. 7.



Textfig. 8.

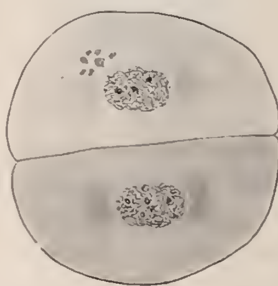
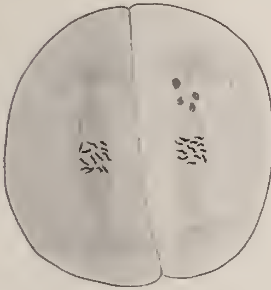


Fig. 7. *D. castor*. Std. II. Rekonstitution der Tochterdoppelkerne; Auflösung der Ectosomen.
Fig. 8. *D. castor*. Std. II—IV. Dichter Knäuel. Immer noch Überreste der Ectosomen.

Kern kann man 17 kurze, stäbchenförmige Chromosomen zählen. (Infolge der perspektivischen Verkürzung sind einige Chromosomen scheinbar kleiner als die andern.) Der ganze Furchungskern hat demnach 34 Chromosomen. Auch in einer Furchungszelle des IV-Zellenstadiums konnte

ich im diakinetischen Stadium 34 Chromosomen feststellen (Textfig. 5a). Von Ectosomen ist in der Textfig. 5a noch nichts zu bemerken, diese

Textfig. 9.



Textfig. 10.

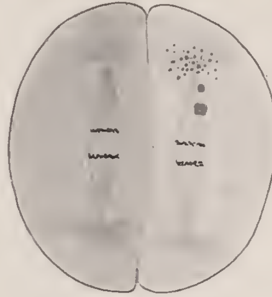


Fig. 9. *D. castor*. Std. II—IV. Übergang des diakinetischen Stadiums zur Äquatorialplatte.
Fig. 10. *D. castor*, Std. II—IV. Dicentrische Wanderung der Chromosomen. In der neuen Körnchenzelle alte und neue, frisch entstandene Ectosomen nebeneinander.

kommen erst während der Asterphase zum Vorschein (Textfig. 6). Gegen Ende der Teilung verschmelzen die Ectosomen wieder zu größeren, unförmigen Brocken (Textfig. 7).

II. Teilungsschritt.

Wie bei *Cyclops fuscus* var. *distinctus* verschwinden die Brocken während der Ruheperiode der Zelle nicht vollständig (Textfig. 8). In-

Textfig. 11.



Textfig. 12.

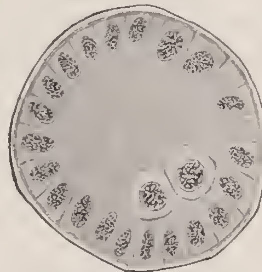


Fig. 11. *D. castor*. Std. IV—VIII. Äquatorialplatte.
Fig. 12. *D. castor*. Blastula. Im Innern dieser die zwei *Ug*-Zellen. Der Keim wird von einer derben Membran umhüllt.

folge dieses Umstandes läßt sich auch bei *Diaptomus castor* der Nachweis führen, daß die neue Körnchenzelle aus dem körnchenführenden Pro-

dukte der alten hervorgeht; denn man findet in der neuen Keimbahnzelle noch zu einer Zeit, wo die neuen Ectosomen schon sichtbar sind, Überreste der Körnchen des letzten Stadiums. Vergleiche die Textfig. 9 u. 10.

Textfig. 11 zeigt noch ein Ei im Übergang vom IV- zum VIII-Zellenstadium.

Diaptomus castor bildet Dauereier, indem allmählich gegen das Blastulastadium eine zweite, unter der Dotterhaut liegende, feste und dicke Membran um den Keim entsteht (Fig. 75). In diesem Zustande übersommern und überwintern die Eier bis zum nächsten Frühjahr, wo hierauf die weitere Entwicklung wieder einsetzt.

Diaptomus gracilis Lilljeborg.

Im Gegensatz zu *Diaptomus castor* besitzt diese Art mehrere Fortpflanzungsperioden im Jahre. Gewöhnlich tritt die Form in solchen Zeiten in ungezählter Menge auf.

Bezüglich der Ectosomenerscheinung sei auf die Fig. 85 verwiesen, welche ein Ei im Stadium II—IV darstellt.

Diaptomus coeruleus Fischer.

Von *Diaptomus coeruleus* besitze ich den ganzen Entwicklungsgang der Keimbahn, d. h. der vom befruchteten Ei bis zur Gonadenanlage führenden Zellenfolge. Wir können nun an dieser Form unsre seitherigen Ergebnisse bezüglich der Körnchenbildung noch in manchen Punkten ergänzen.

Entwicklung des Eies bis zur Gonadenanlage.

Bei *Diaptomus coeruleus* begegnet uns etwas ganz Neues: während nämlich bei andern Formen die Ectosomen bei der ersten Furchungsteilung gewöhnlich erst im Stadium der Diakinese oder der Äquatorialplatte zum Vorschein kommen, treten sie hier schon vor dem Stadium der Copulation der Geschlechtskerne auf (Fig. 66). Die Figur zeigt die beiden Vorkerne in gegenseitiger Annäherung begriffen, und an der Peripherie des Eies sind, auf einen bestimmten, abgegrenzten Plasmabezirk beschränkt, Körnchen in dichter Ansammlung zu sehen. Daß es sich hierbei um unsern Ectosomen analoge Gebilde handelt und nicht etwa, wie bei *Cyclops strenuus*, um Pigmentkörner, darf ich wohl im Hinblick auf die ganze Art und Weise der Form und Lagerung der Körnchen mit Bestimmtheit annehmen. Auch färben sich diese Körnchen in Fig. 66 und 67 genau so wie die Ectosomen, wie denn überhaupt ihr ganzes Verhalten dem der echten Ectosomen entspricht.

Im nächsten Stadium (Fig. 67), in dem sich die zwei Vorkerne nunmehr vereinigt haben, hat sich die Körnchenmasse noch etwas vermehrt, und von hier ab beginnt nun die Auflösung der Körnchen; Reste derselben finden sich noch in Fig. 68 im Stadium der Diakinese vor.

Beim Übergang des diakinetischen Stadiums zur Asterphase erfolgt eine neue Produktion von Ectosomen; diesesmal sind aber die Körnchen wie gewöhnlich wieder um einen Spindelpol der Teilungsfigur herum gruppiert (Fig. 69).

Auf die vier nächsten Teilungsschritte brauche ich nicht näher einzugehen; es möge nur auf die Fig. 70 (zweiter Teilungsschritt), 71 (dritter Teilungsschritt), 72 (vierter Teilungsschritt) und 73 (fünfter Teilungsschritt) hingewiesen werden. In dieser Folge von Figuren läßt sich wiederum wahrnehmen, wie die Körnchenzelle eine immer größer werdende Phasendifferenz aufweist. Daß zuweilen die Körnchensubstanz während der Ruheperiode der Zelle nicht vollständig aufgelöst wird, beweist die Fig. 71, in welcher in der Körnchenzelle die großen, alten Brocken sich scharf von den neu entstandenen Ectosomen abheben.

Der sechste Teilungsschritt (Fig. 74) ergreift alle Blastomeren mit Ausnahme unsrer bekannten *S*- und *E*-Zellen, welche die Abkömmlinge der Körnchenzelle des fünften Teilungsschritts sind. Im Plasma der *S*-Zelle sind noch die Überreste der Ectosomen festzustellen.

Die Endphase des sechsten Teilungsschritts zeigt das Ei in Fig. 75a. Alle Kerne sind wieder in den Ruhezustand zurückgekehrt, mit Ausnahme desjenigen der *E*-Zelle, welche jetzt in das Stadium der Diakinese eingetreten ist, während die *S*-Zelle noch in Ruhe verharrt.

In der Figurenreihe 76—81 läßt sich nun das weitere Schicksal der *S*-Zelle genau verfolgen; diese, die während der folgenden Stadien ohne weiteres sehr leicht an den in ihrem Zellplasma immer noch nicht aufgelösten alten Körnchen zu erkennen ist (Fig. 76, 77 und 78a), teilt sich gegen Ende des siebenten Teilungsakts (Fig. 78a) in die beiden definitiven Urgenitalzellen (Fig. 79—81). Während wir bei allen bisher besprochenen Formen gefunden haben, daß bei dieser Teilung der Stammzelle *S* Ectosomen im ganzen Zellraum auftreten, ist dies bei *D. coeruleus* nicht der Fall; hier werden bei der Teilung der *S*-Zelle keine neuen Ectosomen produziert. Angesichts dieser Verschiedenheit könnte man das Bedenken tragen, ob die in Fig. 78a als *S* bezeichnete Zelle tatsächlich die letzte Stammzelle *S* der Urgenitalzellen sei. Der Umstand aber, daß sowohl im Plasma der *S*-Zelle als auch im Plasma einer der beiden *Ug*-Zellen (Fig. 79 und 81) noch zuweilen Überreste der Ectosomen zu sehen

sind, beweist mit aller Deutlichkeit, daß einerseits die in Fig. 78*a* als *S* bezeichnete Zelle wirklich das körnchenführende Produkt der Keimbahnzelle des fünften Teilungsakts ist und anderseits, daß die Produkte dieser *S*-Zelle die Urgenitalzellen sind. Die Urgeschlechtszellen werden beim Gastrulationsprozeß in das Innere des Keimes gedrängt; die färbbare Substanz ihrer Kerne ordnet sich auch bei *Diaptomus coeruleus* in zwei getrennten, dichten Fadenknäueln an, und in diesem Zustande sind die *Ug*-Zellen während des gesamten Naupliusstadiums anzutreffen. Fig. 82 stellt einen Längsschnitt durch einen Nauplius dar, in welchem die beiden *Ug*-Zellen eben getroffen sind. Diese befinden sich jetzt nicht mehr nebeneinander, sondern sind auseinandergerückt und lagern je rechts und links vom Darm.

Wenn an der Larve allmählich die Schwimmfüße aufzutreten beginnen, macht sich auch der Beginn der Gonadenbildung bemerklich, indem die *Ug*-Zellen ihren Ruhezustand aufgeben und anfangen sich zu teilen. Die Fig. 83a und b zeigen verschiedene Teilungsphasen der Urgeschlechtszellen, und in Fig. 84, in welcher ich wieder einen Längsschnitt durch eine Larve abgebildet habe, hat sich die eine Urgeschlechtszelle schon geteilt, während die andre sich noch in Teilung befindet. Auch Häcker (1903) hat bei *Diaptomus denticornis* gefunden, daß sich regelmäßig die eine der *Ug*-Zellen zuerst teilt, so daß es zu einem charakteristischen Dreizellenstadium kommt. Während der Teilungen der *Ug*-Zellen werden keine Ectosomen mehr produziert. Die Teilungen der Urkeimzellen folgen nun rasch aufeinander, und die junge Gonadenanlage nimmt bald bedeutend an Umfang zu. Von den Somazellen unterscheiden sich die Keimzellen durch ihre Größe und namentlich durch die Größe ihres Kernes; der Kern nimmt beinahe den ganzen Zellraum in Anspruch, so daß vom eigentlichen Zellplasma nicht viel zu sehen ist.

Zum Schlusse möchte ich noch ganz kurz auf die Zahlenverhältnisse der Chromosomen bei *Diaptomus coeruleus* eingehen. Wegen der kurzen, stäbchenartigen Form, welche die Chromosomen bei *Diaptomus* aufweisen, läßt sich die Zahl dieser während des diakinetischen Stadiums sehr genau feststellen.

Schon im ersten Furchungskern (Fig. 68) konnte ich in jedem der zwei Pronuclei 14 Chromosomen zählen, zusammen also 28. Diese Zahl 28 konnte ich auch in Furchungskernen späterer Stadien wieder feststellen: so lassen sich z. B. in den zwei zusammengehörigen Schnitten der Fig. 75b, welche den Furchungskern einer *E*-Zelle des LX-Zellenstadiums darstellt, 28 Chromosomen nachweisen, und im diakinetischen Stadium der *S*-Zelle (Fig. 78b) konnte ich ebenfalls 28 Chromosomen zählen.

Diaptomus denticornis Wierzejski.

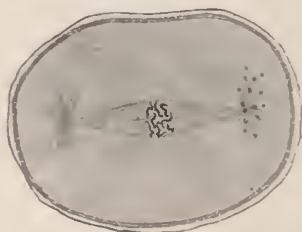
Bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über die Autonomie der Kernhälften hat Häcker (1903) bei dieser Form die Ectosomenerscheinung in den Keimbahnzellen nochmals studiert. Wie ich aus den Abbildungen entnehmen kann, weicht die Entwicklung der Keimbahnzellen bei *Diaptomus denticornis* in keiner Weise von derjenigen bei *Diaptomus coeruleus* ab. Bezüglich der Frage, welches von den beiden Produkten der Körnchenzelle bei der nächsten Furchungsteilung zur neuen Keimbahnzelle wird, vertritt Häcker in dieser Arbeit den Standpunkt, daß jeweils das körnchenfreie Produkt zur neuen Keimbahnzelle wird. Diese Auffassung widerspricht aber unserm seitherigen Befunde in dieser Richtung, und ich muß deshalb auf die Beweisführung Häckers etwas näher eingehen.

Häcker hat in seiner Arbeit in Fig. 10 ein Ei abgebildet, welches ihm als Beleg für seine Ansicht dient. Das betreffende Ei zeigt genau dasselbe Entwicklungsstadium und genau dieselben Verhältnisse wie das Ei in unsrer Fig. 75a von *Diaptomus coeruleus*, und wir können daher ebensogut unsre Fig. 75a unsern Betrachtungen zugrunde legen. Wie aus der Figur zu sehen ist, befindet sich die *E*-Zelle eben im Stadium der Diakinese, und in diesem Stadium sind die Kerne immer etwas größer als in der Ruheperiode; deshalb ist auch der noch im Ruhezustand befindliche Kern der *S*-Zelle etwas kleiner als derjenige der *E*-Zelle. In der Voraussetzung nun, daß der Kern der Stammzelle größer ist als die der übrigen Zellen (wie dies für die Urgeschlechtszellkerne im Embryo ja auch zutrifft), hat Häcker nicht das körnchenführende Produkt, die *S*-Zelle (Häcker nennt sie *B*-Zelle), als neue Keimbahnzelle betrachtet, sondern das körnchenfreie Produkt, die *E*-Zelle (bei Häcker *A*-Zelle). Nach ihm wäre also nicht die *S*-(*B*-)Zelle, sondern die *E*-(*A*-)Zelle die letzte Stammzelle der Urgenitalzellen. Wie ich aber bei *Diaptomus coeruleus* nachweisen konnte, ist dies nicht der Fall; von der *S*-Zelle und nicht von der *E*-Zelle stammen die beiden Urgeschlechtszellen ab. Da Häcker bei *Diaptomus denticornis* das Schicksal der beiden Zellen im weiteren Verlauf der Entwicklung nicht verfolgt hat, so beruht seine Ansicht nur auf Vermutung, und wir dürfen wohl annehmen, daß auch bei *Diaptomus denticornis* die *B*-(*S*-)Zelle und nicht die *A*-(*E*-)Zelle die *Ug*-Zellen liefert, d. h. aber: nicht das körnchenfreie, sondern das körnchenführende Produkt der Körnchenzellen wird jeweils zur neuen Keimbahnzelle.

Heterocope saliens Lilljeborg.

Heterocope saliens habe ich im Titisee im südlichen Schwarzwald gefaugen. Der Vorgang der Eiablage bei dieser Form ist erst in neuester Zeit durch H. Matscheck (1909, 1910) bekannt gewordeu, und ich kann seiue Befunde in dieser Richtung voll bestätigen.

Textfig. 13.



Textfig. 14.



Fig. 13. *Heterocope saliens.* Stad. I—II. I Furchungsspindel. Ectosomen in der einen Sphäre.
Fig. 14. *H. saliens.* Stad. II—IV. Diakinese.

Heterocope saliens legt ihre Eier iu Gallertkugeln ab, die sofort nach der Ablage im Wasser frei flottieren. Die gallertartige Umhüllung dient offenbar zum Schutz: nach ein paar Tagen aber löst sich die Gallerte auf,

Textfig. 15.



Textfig. 16.



Fig. 15. *H. saliens.* Stad. II—IV. Zweiter Teilungsschritt, Äquatorialplatte.
Fig. 16. *H. saliens.* Stad. VIII—XVI. Vierter Teilungsschritt; verspätete Teilung der Körnchenzelle.

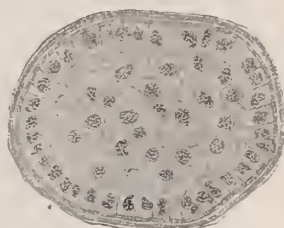
uud die Eier liegen nuu frei auf dem Boden. Im Aquarium läßt sich *H. saliens* sehr gut halten und gewöhnt sich namentlich auch in der Nahrung an Fadenalgen an Stelle der ihr im freien Zustande zur Verfügung stehenden Diatomeen.

Auch im Ei von *Heterocope* läßt sich die Erscheinung der Körnchenbildung in deu Keimbahnzellen konstatiereu. Die Textfig. 13 (erster

Teilungsschritt), 15 (zweiter Teilungsschritt) und 16 (vierter Teilungsschritt, XVI-Zellenstadium) beweisen diese Tatsache. Während der Ruheperiode verschwinden die Körnchen vollkommen (Textfig. 14, II-Zellenstadium, Diakinese).

Außer der Dottermembran besitzen die Eier noch eine andre, sehr dicke und derbe Hülle (Textfig. 13—16). Zu dieser dicken Hülle kommt aber in späteren Entwicklungsstadien eine zweite, ebenfalls sehr dicke Hülle (Textfig. 17). Beide Hüllen bestehen aus Chitin, so daß der Keim von einer doppelwandigen, chitinösen Kapsel umschlossen wird. Nach Ausbildung dieser doppelwandigen Kapsel entwickelt sich der Keim jedenfalls nicht weiter, sondern überwintert in diesem Zustande bis zum nächsten Frühjahr, wo alsdann die Weiterentwicklung einsetzt. Genau dieselben Entwicklungsverhältnisse konnte auch Häcker (1903) bei einem andern Copepoden, bei *Diaptomus denticornis*, feststellen.

Textfig. 17.



H. saliens. Stad. Junger Embryo, der von zwei dicken, chitinösen Membranen umhüllt wird.

Canthocamptus staphylinus Jurine.

Als Vertreter der Harpacticiden lag mir dieser Copepode zur Untersuchung vor. Während seiner Fortpflanzungsperioden im Frühjahr und Herbst ist er oft in ungezählter Menge anzutreffen. Man kann ihn sehr gut transportieren, und in den Aquarien läßt er sich längere Zeit hindurch erhalten.

Textfig. 18.



Textfig. 19.

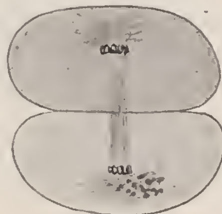


Fig. 18. *Canthocamptus staphylinus.* Stad. I—II. I. Furchungsspindel; dicentrische Wanderung der Chromosomen.

Fig. 19. *Canth. staphylinus.* Stad. II. Dispirem. Auflösung der Ectosomen.

Die Eiablage ist bei *C. staphylinus* verhältnismäßig schwierig zu beobachten; denn einerseits ist er außerordentlich klein und schlank, und andrerseits versteckt er sich gern hinter jedem Blättchen, Holzstückchen, Pflanzendetritus usw., so daß er im Aquarium sehr schwer aufzufinden ist. Etwas erleichtert wurde aber die Beobachtung der Eiablage dadurch, daß die Tiere gewöhnlich nur zu bestimmten Zeiten, und zwar hauptsächlich in frühen Morgenstunden, zur Eiablage schreiten.

Die Richtungskörperbildung dauert, wie wir wissen, ungewöhnlich lange; wenn man daher die ersten Furchungsstadien erhalten will, ist dieser Umstand zu berücksichtigen, d. h. man darf die Eier nicht zu früh nach der Ablage konservieren.

Die Erscheinung der Körnchenbildung in den Keimbahnzellen konnte

Textfig. 20.



Textfig. 21.



Fig. 20. *Canth. staphylinus.* Stad. II. Ruheperiode der neu entstandenen Furchungskerne.
Fig. 21. *Canth. staphylinus.* Stad. II—IV. Zweiter Teilungsschritt.

ich auch für *Canthocamptus staphylinus* nachweisen, und ich will zum Belege dafür eine Reihe von Präparaten abbilden, welche sich auf die ersten Entwicklungsvorgänge des Eies beziehen.

Die Textfig. 18—20 zeigen den Verlauf der Körnchenentwicklung während der ersten Furchungsteilung. In den Anfangsphasen der Teilung erscheinen die Ectosomen; sie vermehren sich dann noch ungefähr bis zum Dyasterstadium, um von hier ab wieder zu größeren Brocken zu verschmelzen. Während der Ruhezeit der Zelle verschwinden die Brocken vollkommen (Textfig. 20).

Für die nächsten Furchungsstadien möchte ich nur auf die Textfig. 21 (zweiter Teilungsschritt), 22 (dritter Teilungsschritt), 23 (vierter Teilungsschritt) und 24 (fünfter Teilungsschritt) verweisen. Wie aus der Figurenreihe zu sehen ist, bleibt die Körnchenzelle in den höheren Furchungsstadien in der Teilung immer mehr hinter den andern Blastomeren zurück.

Im Blastulastadium (Textfig. 25) findet man dann die beiden Urgeschlechtszellen im Innern des Keimes.

In Textfig. 23 und 25 sieht man auch den Richtungskörper, beziehungsweise die zwei Richtungskörper. Wie aus den Arbeiten Häckers und neuerdings auch wieder aus denen Matschecks (1909 und 1910)

Textfig. 22.



Textfig. 23.

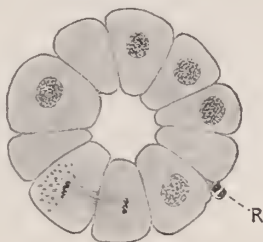
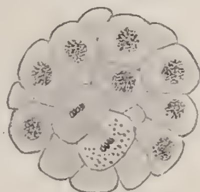


Fig. 22. *Canth. staphylinus.* Stad. IV—VIII. Dritter Teilungsschritt.
Fig. 23. *Canth. staphylinus.* Stad. XVI. Die Körnchenzelle ist noch in Teilung.

bekannt geworden ist, wird nach der ersten Richtungskörperbildung der erste Richtungskörper nicht aus dem Ei ausgestoßen, sondern er verbleibt im Ei und macht hier gleichzeitig mit dem Eikern die zweite Reifungsteilung mit. Nach dieser werden beide Richtungskörper vereint

Textfig. 24.



Textfig. 25.

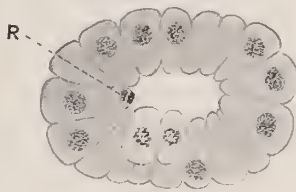


Fig. 24. *Canth. staphylinus.* Std. XXXII. (Oberflächenbild). Körnchenzelle in der Teilung sehr zurück.
Fig. 25. *Canth. staphylinus.* Blastula. Die *Ug*-Zellen im Innern des Keimes.

aus dem Ei ausgestoßen. Diese gesamte Masse, der erste und der zweite Richtungskörper, dringt nun bei *Canthocamptus* in das Eiinnere wieder ein, im Gegensatz zu andern Formen, bei denen gewöhnlich nur der zweite Richtungskörper in das Ei eindringt. Die Zusammensetzung des in den Textfig. 23 und 25 mit *R* bezeichneten Gebildes aus zwei Portionen läßt sich noch deutlich erkennen.

Allgemeiner Teil.

Über die Natur, das Wesen der Körnchen.

Nachdem wir im beschreibenden Teile uns nur darauf beschränkt haben, die verschiedenen Erscheinungsformen der Ectosomen bei den einzelnen Copepodenarten zu studieren, ohne weiter auf die Herkunft der Körnchen und die Ursache dieser eigentümlichen Differenzierung der Keimbahnzellen einzugehen, sind wir jetzt vor die Aufgabe gestellt, eben diese letzt genannten Punkte einer näheren Betrachtung zu unterziehen.

Um nun zu einer möglichst klaren Vorstellung über das eigentliche Wesen der Ectosomen zu gelangen, habe ich außer den rein auf die morphologischen Verhältnisse der Ectosomen gerichteten Untersuchungen noch verschiedene besondere Untersuchungsmethoden zur Anwendung gebracht.

So habe ich die Ectosomen durch eine Reihe differenzierender Färbungen auf ihr specifisches Tinktionsvermögen untersucht, um auf diesem Wege etwas Genaueres über die Abstammung der Körnchen zu erfahren.

Über die chemische Natur der Körnchen sollten mir Versuche mit Verdauungsflüssigkeiten Aufschluß geben, indem ich die Ectosomen einer künstlichen Verdauungsflüssigkeit aussetzte.

Endlich habe ich eine Anzahl physiologischer Experimente ausgeführt, welche mir zeigen sollten, welche Wirkung die Entwicklung der Eier in einer kohlensäure- oder stickstoffreichen Atmosphäre einerseits und in einer sauerstoffreichen Atmosphäre andrerseits auf die Produktion der Körnchensubstanz hervorruft.

Das Nächstliegende, an das zuerst bei der Lösung der Frage nach der Herkunft der Ectosomen gedacht werden kann, ist, ob die Körnchen, die ja meist erst während der Kernteilung entstehen, nicht durch Abspaltung von Chromatinpartikelchen der Chromosomenschleifen hervorgehen. Eine ähnliche Abspaltung von Teilen der Chromosomen spielt bekanntlich bei den Differenzierungsvorgängen der Geschlechtszellen der Ascariden ebenfalls eine Rolle. Allerdings erfolgt bei *Ascaris* dieser Abspaltungs- oder Diminutionsprozeß der Chromosomen nicht in den Keimbahnzellen selbst, sondern in deren Schwesterzellen, in den Somazellen, indem in diesen immer im Stadium der Äquatorialplatte die verdickten Enden der Chromosomen abgestoßen werden.

Bei einer Vergleichung aller in Betracht kommenden Bilder darf ich aber wohl mit aller Entschiedenheit behaupten, daß von einer solchen

Entstehung unsrer Ectosomen aus den Chromosomen keine Rede sein kann. Ein solcher Vorgang müßte unmittelbar auch auf den Präparaten zu verfolgen sein; es weist aber kein einziges Bild darauf hin, daß irgendwelche Zusammenhänge zwischen den Körnchen und den Chromosomen bestehen. Vergleiche die Fig. 2 und 3, 5—7, 32—34, 55 und 56.

Vollkommen ausgeschlossen ist aber eine derartige Entstehung der Körnchen aus den Chromosomen in den Fällen, in denen die Ectosomen schon lange vorher, ehe die Chromosomen überhaupt ausgebildet sind, in die Erscheinung treten. Bei *Diaptomus coeruleus* haben wir ja solche Fälle kennen gelernt, wo die Außenkörnchen schon während der Vorgänge der Geschlechtskerncopulation auftreten (vergleiche Fig. 66 und 67). Hier können die Ectosomen unmöglich von Chromosomen, die noch gar nicht gebildet sind, abstammen. Da man nun keinen Grund hat, für die Ectosomen, die erst während der Kernteilungen entstehen, eine andre Entstehungsursache anzunehmen als für die eben genannten Ectosomen bei *D. coeruleus*, so dürfen wir somit die Auffassung endgültig abweisen, daß die Körnchen den Chromosomen ihre Entstehung verdanken.

Auch die bei den Färbeversuchen gemachten Erfahrungen widersprechen der oben angeführten Annahme. Denn wenn tatsächlich die Körnchen aus Chromatinteilchen bestehen würden, so wäre zu erwarten, daß sie sich mit Hämatoxylin in ähnlicher Weise färben würden wie die Chromosomen. Dies ist aber durchaus nicht der Fall. Die Chromosomen färben sich mit Hämatoxylin ungleich intersiver als die Ectosomen, welche sich nicht viel stärker färben als das Zellplasma.

Alles in allem liegt also kein einziger Befund vor, welcher die Ansicht von der Entstehung der Körnchen aus den Chromosomen rechtfertigte.

Es läßt sich nun aber weiterhin die Annahme machen, daß die Bildung der Ectosomen trotzdem mit den Umwandlungsvorgängen der Kernsubstanzen in einem engeren Zusammenhange steht.

Häcker vertritt in seiner Arbeit »die Keimbahn von *Cyclops*« die Ansicht, daß »die zu Beginn der Mitose noch vorhandenen oder neu gebildeten Nucleolen aus dem Kernraum in der Richtung der einen Sphäre auswandern und sich hier in die Außenkörnchen umwandeln«.

Diese Anschauung, daß also die Ectosomen Abkömmlinge der Nucleolen des Mutterkerns darstellen, stützt Häcker einerseits auf die Tatsache, daß bei *Cyclops viridis* das erste Hervortreten der Außenkörnchen zeitlich annähernd zusammenfällt mit dem Schwunde der Nucleolarsubstanz im Innern des Kernraums und andrerseits auf die

Erscheinung, daß vielfach in den Kernen die Nucleolen einseitig der einen Sphäre zugewandt sind.

Ich kann aber auf Grund meiner zahlreichen, bei den verschiedensten Arten gemachten Befunde diese Auffassung von der Entstehungsweise der Ectosomen nicht teilen, und Häcker selbst hat in einer späteren Arbeit (1903) diese ebenfalls widerlegt.

In erster Linie möchte ich wieder an unsern Fall bei *Diaptomus coeruleus* in den Fig. 66 und 67 erinnern, wo es offensichtlich auf der Hand liegt, daß eine Mitwirkung der Nucleolen des Kernes an der Bildung der Außenkörnchen nicht statthaben kann, da die Nucleolen hier zu einer Zeit, wo die Ectosomen schon längst sichtbar sind, erst in der Entstehung begriffen sind. Außerdem besitzt der Kern in diesem Stadium noch eine feste Kernmembran, die einen Austritt der Nucleolarsubstanz aus dem Kernraum in die Zelle wenigstens in geformtem Zustande nicht gestattet, wenn auch natürlich an die Möglichkeit eines Austritts von gelöster Substanz gedacht werden könnte. Sodann steht erstens die gesamte, während der Teilung produzierte Menge der Ectosomensubstanz in gar keinem Verhältnis zu der weit geringeren Nucleolarsubstanz, und zweitens konnte ich in vielen Fällen nachweisen, daß die Körnchen auch noch nach der Zeit ihres ersten Erscheinens in fortgesetzter Zunahme begriffen sind. (Vgl. hierzu die Fig. 2 und 3, 6 und 7, 32—34, 55 und 56).

Aus den seitherigen Betrachtungen geht also zur Genüge hervor, daß die Produktion der Ectosomen in keinem nachweisbaren, direkten Zusammenhange mit den färbbaren Kernsubstanzen steht.

Von diesem Standpunkte aus können wir nun auch an eine Vergleichung unsrer Ectosomen mit den mannigfaltigen, extranucleären Gebilden, welche in letzter Zeit bei zahlreichen Objekten beschrieben wurden, herangehen. Vor allem sind hier die unter dem Namen Chromidien bezeichneten Gebilde ins Auge zu fassen.

Als Chromidien bezeichnete R. Hertwig (1902) kleine, im Zellplasma von *Actinosphaerium* vorkommende Körperchen, die sich färberisch wie das Chromatin des Kernes verhalten, und welche in den verschiedensten Formen als Körnchen oder als Stränge auftreten können. Die Zugehörigkeit der Chromidien zum Kern erweist sich daraus, daß Hertwig die Entstehung der Chromidien aus dem Chromatin des Kernes vielfach direkt beobachten konnte, und auch umgekehrt konnte er die Umbildung der Chromidien wieder zum Kern konstatieren.

In der Folgezeit wurde nun bei vielen Protozoen ein solcher Chromidialapparat im Zellplasma nachgewiesen, und auch bei Vielzelligen ließen sich bei manchen Tieren sowohl in Eizellen als auch in Gewebe-

zellen ähnliche extranucleäre Gebilde feststellen. Insbesondere fand Goldschmidt (1904) im Plasma stark funktionierender Gewebezellen von *Ascaris* mit Hämatoxylin stark färbbare Gebilde auf, welche er mit dem Chromidialapparat der Protozoen vergleichen zu können glaubte. Auch für Goldschmidt steht fest, daß diese Chromidialstränge oder -fäden bei *Ascaris* aus dem Kern ausgestoßene Chromatinkörper darstellen. Er glaubte nämlich die Bildung der Chromidien aus Kernsubstanz mehrfach direkt nachweisen zu können. Nach Goldschmidt steht der Chromidialapparat, die Chromidien, im engsten Zusammenhange mit den verschiedenen Funktionszuständen der Zelle. Die Fähigkeit der Chromidienbildung kommt deshalb auch nur stark funktionierenden Zellen, wie Drüsen-, Muskelzellen usw., zu. Bei diesen Zellen erscheinen die Chromidien immer während einer starken Inanspruchnahme der Zellfunktion, indem ein Austritt von Chromatinsubstanz aus dem Kern ins Plasma stattfindet.

Nach dieser Darstellung brauche ich nicht noch besonders zu betonen, daß unsre Ectosomen zu den unter der Bezeichnung Chromidien zusammengefaßten Gebilden nicht zu rechnen sind. Scheint doch die Entstehungsweise und Herkunft beider Gebilde prinzipiell verschieden zu sein. Nach den übereinstimmenden Angaben der Chromidienforscher (Hertwig, Goldschmidt, Popoff) sollen ja die Chromidien aus Chromatinsubstanz bestehen, welche zu gewissen Zeiten aus dem Kern ins Zellplasma übertritt, wie ein ähnlicher Austritt von Kernsubstanz in ungelöster oder gelöster Form von den verschiedensten Forschern (van Bambeke, Blochmann usw.), namentlich in jungen Eizellen, beobachtet worden ist. Ich habe aber schon oben dargelegt, daß die Ectosomen bei den Copepoden sicher nicht direkt von den Kernsubstanzen abstammen, wenigstens ließ sich kein einziger Befund auffinden, welcher auf eine derartige Bildung der Körnchen hinweisen würde. Bei *Cyclops fuscus* var. *distinctus* (Fig. 2 und 3), *C. albidus* (Fig. 32—34) und bei *Diaptomus coeruleus* (Fig. 66 und 67) haben wir ja die Produktion der Ectosomen während der ersten Furchungsteilung genau studieren können; eine Abstammung der Körnchen vom Kern infolge Übertritt von Kernsubstanzen (Nucleolar- oder Chromatinsubstanz) ins Zellplasma, wie es bei der Chromidienbildung angegeben wird, ist aber nach diesen Bildern vollkommen ausgeschlossen; man gewinnt im Gegenteil entschieden den Eindruck, daß die Körnchen ganz unabhängig von den Kernsubstanzen, völlig autogen, im Zellplasma entstehen.

Daß auch gelegentlich und zwar offenbar pathologischerweise bei den Copepoden, ähnlich wie bei der Chromidienbildung, durch irgend-

welche Ursachen eine Ausstoßung von Chromatinsubstanz aus dem Kern ins Plasma stattfindet, ergeben die Bilder der Fig. 65a—d. Ich habe hier eine Anzahl in den verschiedensten Teilungsphasen begriffener Kerne abgebildet, welche einem ungefähr im XVI-Zellenstadium befindlichen Ei von *Canthocamptus staphylinus* entnommen sind. An diesen Kernen läßt sich nun dieselbe Erscheinung konstatieren, welche schon Häcker (1894) in einer Mitteilung über pathologische Kernteilungsphasen bei einigen Exemplaren von *Cyclops strenuus* beschrieben hat, und welche vor kurzem von Schiller (1909) ebenfalls aufgefunden wurde, und zwar auch bei Eiern von *C. strenuus*.

Wie sich an der Figurenreihe 65a—d deutlich verfolgen läßt, werden während der Prophasen der Teilung zahlreiche Chromatinpartikelchen von der Hauptmasse der Chromatinsubstanz abgesprengt. Diese werden dann gegen die Kernmembran gedrängt, und bei der Teilung werden sie vollends in den Zellraum hinausgestoßen. Es findet also hier, ganz wie bei der Chromidienbildung, eine Ausstoßung von Chromatinsubstanz aus dem Kern in das Zellplasma statt. Daß es sich hierbei um eine pathologische Erscheinung handelt, liegt auf der Hand, und Schiller glaubt diese pathologischen Vorgänge auf die Wirkung einer erhöhten Temperatur, welcher die sich entwickelnden Eier ausgesetzt waren, zurückführen zu können, wofür allerdings noch der strenge experimentelle Beweis aussteht.

Ich habe diesen Befund bei *Canthocamptus* deshalb angeführt, um die Verschiedenheit der Entstehungsweise dieser den Chromidien ähnlichen Gebilde (Fig. 65) und derjenigen der Ectosomen zu demonstrieren. Bei den in Fig. 65 dargestellten Gebilden läßt sich deren Abstammung aus dem Chromatin des Kernes deutlich verfolgen; wäre nun für unsre Ectosomen dieselbe Entstehungsweise anzunehmen, so müßte sich doch dieselbe ebenfalls mehr oder weniger deutlich auf den Präparaten nachweisen lassen, was aber, wie gezeigt wurde, nicht der Fall ist. (Vgl. die Fig. 2 und 3, 32—34, 66 und 67.)

Ein Gegensatz zwischen den Chromidien und den Ectosomen besteht auch weiterhin in der Art der Lagerung der beiden Gebilde im Zellraum. Während die Chromidien vollständig regellos im ganzen Zellraum zerstreut liegen, ist für die Ectosomen eine gewisse gesetzmäßige Lagerung im Zellplasma charakteristisch. Die Ectosomen sammeln sich immer nur um einen Spindelpol der Teilungsfigur der Keimbahnzellen an.

Von Interesse für unsre Betrachtungen sind nun auch die neuerdings namentlich von Meves (1900, 1907, 1908) unter dem Namen Mitochondrien, Chondriosomen beschriebenen extranucleären Gebilde. Im Zell-

plasma der Samenzellen zahlreicher Tiere sind derartige Gebilde aufgefunden worden, die als Körnchen, Stränge oder Fäden im ganzen Zellplasma auftreten, und die sich in derselben Weise färben wie das Chromatin des Kernes. Während nun die Chromidienforscher diese Mitochondrien sowohl in morphologischer als auch in funktioneller Hinsicht zu den Chromidialgebilden rechnen, hat Meves (1908) die Chondriosomen zum Ausgangspunkt einer besonderen Vererbungstheorie gemacht. Diese Theorie gründet sich auf folgende Befunde. In sämtlichen Zellen von jungen Wirbeltierembryonen, z. B. von denen des Huhnes, hat man im Zellplasma Gebilde gefunden, welche sich mit den zur Darstellung der Mitochondrien geeigneten Methoden intensiv färben. Meves konnte nun konstatieren, »daß diese Mitochondrien bzw. Chondriosomen, welche in den embryonalen Zellen vorhanden sind, die Anlagesubstanz für die verschiedensten Faserstrukturen, z. B. Myofibrillen, Neurofibrillen, Neurogliafasern, Bindegewebsfasern bilden«, indem sie sich bei der weiteren Differenzierung dieser direkt in die eben genannten Faserstrukturen umbilden. Da aber andrerseits nach Meves die Chondriosomen der embryonalen Zellen teils von den Mitochondrien der männlichen, teils von denen der weiblichen Geschlechtszelle direkt abstammen, so glaubte er schließen zu dürfen, »daß die Chondriosomen eine cytoplasmatische Vererbungssubstanz repräsentieren«.

Bestehen nun zwischen unsern Ectosomen und diesen Chondriosomen irgendwelche nähere Beziehungen? Sind die Ectosomen ebenfalls im Sinne Meves' als eine cytoplasmatische Vererbungssubstanz aufzufassen, insofern als sie die Anlagesubstanz für besondere Zellstrukturen darstellen? Nach allem was wir über unsre Ectosomen wissen, müssen wir alle diese Fragen verneinen; denn erstens sind die Ectosomen vergängliche Gebilde, die nicht am Aufbau von Zellstrukturen beteiligt sind, und zum andern sind die Körnchen bei den Copepoden nur auf eine bestimmte Zellenfolge beschränkt, während die Chondriosomen dagegen in sämtlichen Zellen des Embryos sich vorfinden. Wir haben also offenbar in den Chondriosomen und Ectosomen zwei wesentlich voneinander verschiedene Arten von Gebilden vor uns, denen nicht dieselbe Entstehungsursache und dieselbe Bedeutung zukommt.

Zum Schlusse möchte ich noch auf die eigenartigen extranucleären Gebilde zu sprechen kommen, welche bei der Oogonienbildung in bestimmten Eizellen des Schwimmkäfers *Dytiscus marginalis* auftreten. Diese Gebilde sind schon von Giardina (1901) und in neuester Zeit wieder von Debaisieux (1909) beschrieben worden.

Im Ovarium von *Dytiscus* folgt auf die Zone der oogonialen Teilungen der Keimzellen die Zone der »Differentiation«. Diese Zone der »Differentiation« umfaßt vier Teilungen der Ovogonien, die man als Teilungen der Ovogonie I, Ovogonie II, . . . Ovogonie IV bezeichnen kann. Bei der Teilung der Ovogonie I bildet sich nun während der Prophasen der Teilung aus dem Chromatin des Kernes ein großer chromatischer Körper, »masse chromatique« (Debaisieux), der gegen Schluß der Teilung in das Zellplasma gelangt, und welcher dann bei der Durchschnürung der Zelle dem einen Teilprodukte, der Ovogonie II, zuerteilt wird. Während der drei nächstfolgenden Teilungen wird diese »masse chromatique« immer auf das eine Teilprodukt übertragen, und die Zellen, die bei der Teilung die »masse chromatique« erhalten, sind die Ovogonien III, IV und V, welche eine direkte Zellenfolge darstellen. Bei der IV. Teilung erhält also die Ovogonie V die »masse chromatique«, und diese wird nun zur Ovocyte, während die andern 15 Zellen alle zu Nährzellen werden. Während der Wachstumsperiode gelangt die »masse chromatique« wieder in den Kern, bzw. in das Keimbläschen, wo sie sich in größere und kleinere nucleolenartige Gebilde auflöst.

Die Zellen also, die zu der Ovocyte führen, sind durch das Vorhandensein eines chromatischen Körpers in ihrem Zellplasma ausgezeichnet; wir haben somit einen ausgesprochenen Differenzierungsprozeß der Ovogonien vor uns.

Trotz der äußeren Ähnlichkeit nun, die dieser Vorgang mit den Vorgängen bei der Geschlechtszellendifferenzierung bei den Copepoden aufweist, müssen wir aber eine engere Beziehung zwischen beiden Befunden ablehnen, denn die »masse chromatique« entsteht ja, wie Debaisieux genau beweisen konnte, aus dem Chromatin des Kernes und geht schließlich wieder in den Kern zurück, ein Verhalten, welches in prinzipiellem Gegensatz zu dem der Ectosomen steht.

Wir haben bis jetzt eine Reihe von Vermutungen bezüglich der Herkunft und Natur der Außenkörnchen aufgestellt, sind aber immer wieder zu einem negativen Resultate gekommen. Wir haben gefunden, daß die Bildung der Ectosomen ganz unabhängig von den Kernsubstanzen stattfindet; weiterhin haben wir durch eine genaue Vergleichung unsrer Ectosomen mit andern extranucleären Gebilden, wie Chromidien, Mitochondrien, Chondriosomen, gefunden, daß die Körnchen in den Keimbahnzellen der Copepoden diesen Gebilden nicht zuzurechnen sind, und daß also der Ectosomenerscheinung eine andre physiologische Ursache zugrunde liegen muß als der Chromidien- oder der Chondriosomenerscheinung.

Was sind nun aber die Außenkörnchen und auf welche Weise entstehen sie?

Aus dem ganzen Verlaufe der Körnchenentwicklung geht nun soviel mit Sicherheit hervor, daß man es bei den Ectosomen mit vergänglichen Gebilden zu tun hat, denen keine weiteren Funktionen zukommen, die im Leben der Zelle nicht weiter verwendet werden. In den Prophasen der Kernteilung entstehen die Körnchen zunächst als feine Tröpfchen im Zellplasma; im weiteren Verlauf der Teilung erfahren sie dann noch eine Zunahme, bis sie ungefähr im Stadium des Dyasters ihre höchste Entwicklung erreicht haben. Von hier ab beginnt der regressive Prozeß der Körnchen: sie fließen zu größeren, unförmigen Klumpen zusammen, welche vom Zellplasma allmählich vollständig resorbiert und aufgelöst werden. Bei der nächsten Teilung der Keimbahnzelle erscheinen dann die Ectosomen wieder von neuem. Um ein einfaches Unsichtbarwerden während der Zellenruhe, wie es z. B. vom Centrosoma von vielen Forschern angenommen wird, kann es sich bei den Ectosomen nicht handeln, denn vielfach konnten ja neben den neuen, frisch entstandenen Ectosomen noch die Überreste der Ectosomen der letzten Körnchenzelle nachgewiesen werden. Es erfolgt also bei jedem neuen Teilungsschritte tatsächlich eine Neubildung und Wiederauflösung der Körnchen.

Gestützt auf diese Tatsachen, möchte ich nun die Ansicht vertreten, daß die Ectosomen als Abscheidungen, Endprodukte des Kern-Zelle-Stoffwechsels aufzufassen sind, welche zu bestimmten Zeiten im Plasma der Zelle zur Abscheidung gelangen und wieder aufgelöst werden.

Zur besseren Begründung dieser Auffassung mögen die folgenden Erörterungen dienen.

Wenn die Annahme richtig ist, daß die Ectosomen wirklich Endprodukte des Stoffwechsels darstellen, so wird man mit der Möglichkeit rechnen dürfen, daß sie normalerweise durch den Atmungsprozeß beseitigt (verbrannt) werden und so ist zu erwarten, daß sie sich bei vermindertem Sauerstoffzutritt in größerer Menge als im normalen Zustande ansammeln, da dann diese Abscheidungen des Stoffwechsels infolge Sauerstoffmangels nicht rasch genug verbrannt werden können, und umgekehrt ist daran zu denken, daß die Ectosomen bei erhöhtem Sauerstoffzutritt rascher verbrannt werden als für gewöhnlich, und daß sie sich dann in geringerer Menge vorfinden als unter normalen Verhältnissen.

Um mir über diese Verhältnisse Klarheit zu verschaffen, habe ich folgende Experimente ausgeführt. Ich ließ einerseits Eier in einer an

Sauerstoff verminderten Atmosphäre einige Zeitlang sich entwickeln und andrerseits ebenso in einer an Sauerstoff sehr reichen Atmosphäre; bei dem ersten Versuch dienten mir die Gase Kohlensäure und Stickstoff, und bei dem zweiten Versuch habe ich reines Sauerstoffgas angewandt.

Zuerst einiges über die Methoden bei diesen Experimenten.

Eine Gaskammer, welche mit einem Zu- und Ableitungsrohr versehen war, füllte ich ungefähr zur Hälfte mit Wasser. In eine solche Kammer brachte ich einige weibliche Tiere, welche kurz vorher ihre Eisäckchen gebildet hatten. Einer Beeinträchtigung ihrer Bewegungsfreiheit waren die Tiere in der Gaskammer nicht ausgesetzt, sie schwammen vielmehr ganz munter herum. Das Zuleitungsrohr der Kammer verband ich hierauf mit einem Apparat, welcher die betreffenden Gase, Sauerstoff, Stickstoff oder Kohlensäure, enthielt. Die Gase strömten dann durch die Kammer hindurch und zogen durch das Ableitungsrohr ab. Das Wasser, in welchem die Tiere sich befanden, war somit vollständig umgeben mit reinem CO_2-, N- oder O-Gas, und ich richtete es so ein, daß auch durch das Wasser Gasblasen hindurchzogen. Auf diese Weise ging die Entwicklung der Eier bei CO_2- oder N-Zufuhr jedenfalls in einer sehr sauerstoffarmen und bei O-Gas verhältnismäßig in einer an Sauerstoff sehr reichen Atmosphäre vor sich.

Ich will nun die Ergebnisse der verschiedenen Versuche mitteilen.

Fig. 86 stellt ein Ei von *Cyclops viridis* dar, welches etwa 1 Stunde nach der Ablage in die Gaskammer gebracht wurde, durch welche ein kontinuierlicher Kohlensäuregasstrom zog. Das Ei verblieb eine Stunde in der Kammer, worauf es sofort konserviert wurde. Wie auf dem Schnitt, welcher das Stadium der Äquatorialplatte aufweist, zu sehen ist, hat die Entwicklung des Eies in der Kohlensäureatmosphäre auf die Produktion der Körnchen eine ganz den Voraussetzungen entsprechende Wirkung ausgeübt: die Ectosomensubstanz hat sich geradezu in ungewöhnlicher Weise um die eine Sphäre herum angesammelt, in weit stärkerem Maße als in normal sich entwickelnden Eiern.

Wie hat man sich nun diese vermehrte Anhäufung der Körnchensubstanz bei vermindertem Sauerstoffzutritt zu erklären? Vor und während der Teilung der Zelle werden Endprodukte des Stoffwechsels in Form von unsern Körnchen ausgeschieden, welche aber teilweise alsbald wieder vom Plasma aufgelöst werden; durch neue Abscheidungen werden die Körnchen aber immer wieder aufs neue ersetzt, so wie z. B. in einem Gebirgsbach immer wieder die entstehenden und sich auflösenden Schaumbläschen durch neue ersetzt werden. Bei Sauerstoffmangel kann nun die Auflösung der Körnchen vom Plasma nicht rasch genug erfolgen,

und die Folge davon ist, daß sich die Ectosomensubstanz in solchen Eiern in viel größerer Menge ansammelt als in andern Eiern.

Auch auf den Verlauf der Zellteilung übt die Kohlensäureatmosphäre einen hemmenden Einfluß aus. Das Ei in Fig. 86, welches 1 Stunde nach der Ablage in die Gaskammer gebracht wurde, verblieb etwa 1 Stunde darin. Bei einem in gewöhnlichem Wasser sich entwickelnden Ei müßte nach dieser Zeit zum mindesten das II-Zellenstadium erreicht sein, unser Ei dagegen zeigt aber erst die Phase des Muttersterns.

Außer Kohlensäuregas habe ich auch noch mit Stickstoff, einem auf jeden Fall ganz indifferenten Gase, Versuche augestellt (Fig. 87 und 88). Die Eier, die von *Cyclops fuscus* var. *distinctus* abstammen, waren $1^1/_2$ Stunden dem Stickstoffstrome ausgesetzt und waren nach dieser Zeit im zweiten Teilungsschritte begriffen oder hatten ihn eben vollendet. Die Veränderungen, welche sie gegenüber normalen Eiern zeigten, waren sehr bedeutend. Vor allem fällt die Tatsache auf, daß offenbar nur eine Kernteilung, aber keine Plasmazerklüftung eingetreten ist (Fig. 87 und 88), so daß sie völlig ungefurcht erscheinen.

Das in Fig. 87 abgebildete Ei zeigt die Metaphase des zweiten Teilungsschritts. In andern Eiern (Fig. 88) befinden sich die Kerne bereits wieder im Ruhezustand: auch hier sind keine Zellgrenzen vorhanden, und infolgedessen sind die Furchungskerne, beziehungsweise die noch nicht zu Furchungskernen verschmolzenen Gonomeren in unregelmäßigen Haufen ungefähr in der Mitte des Eies angeordnet. Was nun die Ectosomen betrifft, so sind diese auch bei den mit Stickstoff behandelten Eiern in ungewöhnlich starker Weise entwickelt, was wiederum seine Ursache darin haben dürfte, daß das Plasma infolge Sauerstoffmangels die Resorption der Ectosomen nicht bewältigen konnte. Bemerkenswert ist noch die einseitige Lage der Körnchensubstanz an der Peripherie des ungefurchten Eiplasmas.

Ich komme jetzt zur Besprechung der mit Sauerstoffgas behandelten Eier. Bei diesen Eiern bestand nach dem obigen die Möglichkeit, daß die Ectosomen vom Plasma infolge des erhöhten Sauerstoffzutritts sehr rasch aufgelöst (verbrannt) werden, und daß demgemäß weniger Ectosomensubstanz zur Abscheidung gelangt als in normal sich entwickelnden Eiern.

Bei der Untersuchung der so behandelten Eier ergab sich aber, daß sowohl auf die Zellen als auch auf die Produktionsmenge der Ectosomensubstanz die Sauerstoffmenge in gar keiner Weise irgendwelchen Einfluß ausgeübt hatte. Die Eier entwickelten sich vollkommen normal, und die Menge der Körnchensubstanz unterschied sich in keiner Weise von der-

jenigen in normalen Eiern. Ich habe zahlreiche Individuen mit ihren Eiern mit Sauerstoff behandelt, und bei allen konnte ich das gleiche konstatieren, es kann sich also nicht um einen Ausnahmefall handeln. Die Zelle nimmt also, wie dies auch sonst bekannt ist, nicht mehr Sauerstoff auf als sie unbedingt zu ihrem Lebensunterhalt nötig hat, und gegen einen weiteren Zuschuß von Sauerstoff sträubt sie sich.

Im Anschluß an die eben besprochenen Experimente will ich jetzt hier auch die Ergebnisse gewisser Verdauungs- und Färbeversuche mitteilen. Ich will aber gleich bemerken, daß ich diesen Versuchen bei der Entscheidung der Frage nach der Natur und dem Herkommen der Ectosomen keine große Bedeutung zumesse, und nur der Vollständigkeit der Untersuchungen halber habe ich diese Versuche ausgeführt.

Im Kerne finden sich bekanntlich die als Nucleine bekannten Verbindungen, welche aus einem »Eiweißkern«, einer phosphorreichen organischen Säure, zusammengesetzt sind, während das Zellplasma dagegen aus einfachen, phosphorfreien Eiweißkörpern zusammengesetzt ist. Werden nun die Zellen einer künstlichen Verdauungsflüssigkeit ausgesetzt, so werden alle nucleinsäurefreien Eiweißkörper verdaut, während die nucleinsäurehaltigen Verbindungen nicht aufgelöst werden, d. h. der Protoplasmakörper der Zelle wird verdaut, während der Zellkern zurückbleibt. Die Verdauungsversuche sollten mir nun zeigen, ob die Körnchensubstanz gleich wie das Zellprotoplasma verdaut wird oder nicht.

Als Verdauungsflüssigkeit benutzte ich Pepsin-Glyzerin (bezogen von Dr. G. Grübler & Co. in Leipzig). Vor dem Gebrauch wurde dasselbe mit 3 Vol. Wasser, welches mit 0.2 °/₀ reiner konzentrierter Salzsäure versetzt war, verdünnt (E. Zacharias). Eine solche Flüssigkeit ließ ich nun auf die Eier, welche vorher mit absolutem Alkohol fixiert worden waren, einwirken. Der Versuch schlug aber vollständig fehl. Sowohl das Protoplasma als auch die Ectosomen und natürlich auch die Kernsubstanzen waren nicht im mindesten angegriffen, und nur die Dotterkörner und -schollen wurden verdaut. Ich mochte den Versuch an ganzen Eiern oder an Schnitten ausführen und die Verdauungsflüssigkeit noch so lange einwirken lassen: jedesmal war nur der Dotter verdaut, während alles übrige — Protoplasma, Ectosomen und Zellkern — unverdaut blieb. An der Wirkungsfähigkeit der Verdauungsflüssigkeit konnte das Scheitern des Versuchs nicht liegen, denn es zeigte sich, daß die Muskelzellen, sowie überhaupt alle somatischen Zellen der mitgeschnittenen und gleichzeitig mit den Eiern mitverdauten Copepoden vollständig verdaut bzw. aufgelöst wurden, nur die Kerne der somatischen Zellen sowie der Chitinpanzer und die Ovarialzellen der Copepoden blieben unverdaut.

Dasselbe Ergebnis wie bei Pepsinverdauung hatte ich bei Verdauungsversuchen mit Trypsin-Glyzerin (hergestellt aus Pankreasextrakt): das Plasma der somatischen Zellen (Muskelsubstanz usw.) der Copepoden wurde sehr gut verdaut, während das Plasma der Ovarialzellen und dasjenige der Eier nicht angegriffen wurde.

Zu große Werte möchte ich nun übrigens auf diese Versuche auch nicht legen, denn wenn auch z. B. bei den Versuchen das Plasma und die Ectosomen verdaut worden wären, so könnte man noch lange nicht den Schluß ziehen, daß die Ectosomen nun auch vom Zellplasma abstammten; und umgekehrt wäre, wenn das Plasma verdaut worden wäre, die Ectosomen aber nicht, keineswegs die Schlußfolgerung zu ziehen, daß dann die Ectosomen von den ebenfalls unverdaut gebliebenen Kernsubstanzen herrührten.

Was nun die Ergebnisse der Färbungsversuche anbelangt, so schicke ich voraus, daß bekanntlich das Zellplasma vorzugsweise eine Affinität zu sauren Farbstoffen besitzt, während die Kernsubstanzen mehr die basischen Farbstoffe bevorzugen. Ich führte daher eine Reihe von Doppelfärbungen aus, bei denen je ein basischer und ein saurer Farbstoff zur Anwendung gelangten.

Als erste derartige Doppelfärbung wandte ich Hämatoxylin-Eosinfärbung an. Ich färbte zeitlich nacheinander, zuerst mit Hämatoxylin, das nachher mit etwas angesäuertem Alkohol wieder ausgezogen wurde, und dann mit Eosin. Das Resultat dieser Färbung war aber keineswegs befriedigend. Da nämlich das Hämatoxylin kein ausschließlicher Kernfarbstoff ist, sondern das Protoplasma ebenfalls mitfärbt, was in erhöhtem Maße für das Zellplasma des Eies gilt, so bekam ich für das Plasmamaschenwerk immer eine Mischfarbe von rot und blau, und ebenso nahmen die Ectosomen diese Mischfarbe an.

Mehr Erfolg hatte ich mit der Doppelfärbung Methylenblau-Eosin. Ich färbte wieder zeitlich nacheinander, zuerst mit Methylenblau und dann mit Eosin. Die Chromosomen nahmen dabei eine schön dunkelblaue Färbung an, während sich das Plasma und die Ectosomen schön rot färbten. Die Ectosomen nehmen also dieselbe Farbe an wie das Plasma, wodurch freilich durchaus nicht erwiesen wird, daß die Ectosomen nun auch vom Plasma abstammen.

Endlich habe ich noch mit dem Triacidgemisch Methylgrün-Fuchsin S-Orange nach der Methode von M. Heidenhain gefärbt. Die Färbung mit diesem Gemisch ist besonders günstig, da hier mit beiden Farbstoffen, mit dem sauren und dem basischen, gleichzeitig gefärbt wird. Auch bei dieser Mehrfachfärbung zeigte es sich, daß die Ectosomen die-

selbe Farbe aufnehmen wie das Zellplasma: Plasma und Ectosomen wiesen eine rote Färbung auf, während das Chromatin schön grün gefärbt wurde.

Zur Kenntnis der Plasmastruktur (Promorphologie) des Copepodeneies.

Durch die Befunde bei den Kohlensäure- und Stickstoffversuchen gewinnt die Auffassung, daß die Ectosomen secret- oder excretartige Stoffwechselprodukte darstellen, eine gewisse Stütze. Wie haben wir uns nun aber unter der Voraussetzung, daß sie wirklich solche Stoffwechselprodukte sind, ihr Auftreten in den Keimbahnzellen zu erklären? Wie kommt es, daß immer nur in einer Zellenfolge, in den Keimbahnzellen, und zwar bei diesen wiederum nur in der einen Zellenhälfte, bei der Teilung Endprodukte des Stoffwechsels abgeschieden werden? Wie ist diese besondere Stoffwechseltätigkeit in den Keimbahnzellen gegenüber der in den andern Zellen zu verstehen?

Ich glaube nun, auf alle diese Fragen wird uns eine befriedigende Erklärung, wenn wir für das Copepodenei, ähnlich wie dies auch schon bei zahlreichen andern Eiern festgestellt wurde, eine Zusammensetzung des Plasmas aus qualitativ verschiedenen Plasmaarten annehmen. Nach Loeb und andern besteht das Ei nicht aus einem einfachen, undifferenzierten Protoplasma, wie dies O. Hertwig in seiner Lehre von der »Isotropie des Eiplasmas« annimmt, sondern es lassen sich im Zellplasma des Eies qualitativ verschiedene Plasmaarten, sogenannte »organbildende Substanzen«, feststellen, welche in bezug auf Färbbarkeit und Lichtbrechung sich vom übrigen Zellprotoplasma unterscheiden, und welche bei der Entwicklung verschiedenen Organanlagen (Urzellen) zugewiesen werden.

So hat Driesch (1897) gefunden, daß im Plasma des noch ungefurchten Eies von *Myzostoma* drei durch ihre besondere Färbung ausgezeichnete Substanzen enthalten sind, welche in ganz gesetzmäßiger Weise im Eiplasma verteilt und lokalisiert sind. Bei der Furchung gehen diese drei Substanzen in bestimmte Zellengruppen über. Die eine, schwärzliche, wird in die Somatoblasten, die zweite, helle oder glasartige, in die Entomeren und die dritte, rötliche, in die Mikromeren übergeführt.

Ähnliche Verhältnisse konnte Boveri (1901) im reifen Ei eines Seeigels, *Strongylocentrotus lividus*, feststellen. In diesem Ei lassen sich drei Zonen unterscheiden, welche drei Primitivorganen der Larve entsprechen: die vegetative, unpigmentierte Kappe liefert das primäre Mesenchym, die gelb-rote pigmentierte Zone bildet den Darm und seine Derivate,

und aus der unpigmentierten animalen Eihälfte gehen der Ectoblast und seine Differenzierungen hervor.

Auch Conklin (1905) hat im Ovarialei von *Cynthia* mehrere Plasmaarten auffinden können. Es ließen sich hier sogar sechs durch ihre Farbe und ihr Lichtbrechungsvermögen verschiedene Substanzen im Eiplasma nachweisen. Das Schicksal aller dieser sechs Substanzen ließ sich während der Furchung und ersten Organbildung ganz genau verfolgen, wobei es sich zeigte, daß jede von diesen verschiedenen Plasmaarten zu ganz bestimmten Organanlagen in genetischer Beziehung steht.

In neuester Zeit hat Maas (1908) im Medusenei (*Gergonia* und *Liriope*) die Anlagesubstanz der späteren Gallerte in Form eines besonderen Gallertplasmas auffinden können.

Aus allen diesen Beobachtungen geht nun die hohe Bedeutung des Zellprotoplasmas für die Vererbungsvorgänge hervor, und eine weitere Stütze dieser Tatsache ist durch zahlreiche Experimente erbracht worden. Es sind in dieser Beziehung die sogenannten Anschnittversuche anzuführen, bei denen an befruchteten, aber noch ungefurchten Eiern Teile des Zellplasmas weggeschnitten wurden, worauf man die so verstümmelten Eier sich weiter entwickeln ließ. Es traten dann bei den sich entwickelnden Larven bestimmte Defektbildungen auf.

Crampton (1896) hat gefunden, daß, wenn man am Ei eines marinen Prosobranchiers, *Ilyanassa*, vor oder während des Einschneidens der ersten Furchung den sogenannten Dotterlappen abtrennt, die Mesodermbildung an dem sich entwickelnden Keime ausbleibt. Weiterhin hat Fischel (1897, 1898, 1903) gezeigt, daß das Wegschneiden bestimmter Teile des Dotters am ungefurchten Ctenophorenei einen Ausfall von einer oder mehreren Rippen nach sich zieht. Ähnliche Experimente sind von Wilson und seinen Schülern an den Eiern von Nemertinen (*Cerebratulus*), Annelliden (*Nereis*) und Mollusken (*Patella* und *Dentalium*) ausgeführt worden[1]).

Kehren wir nach diesen Ausführungen jetzt wieder zu unserm Objekte zurück.

Wie ich schon angedeutet habe, erblicke ich nun in der Ectosomenerscheinung einen Beleg dafür, daß auch im Copepodenei bestimmte Teile des Eiprotoplasmas für bestimmte Organanlagen präformiert sind, und daß somit das Copepodenei zu den »Mosaikeiern« zu rechnen ist.

---

[1]) Vergleiche die zusammenfassende Arbeit von Rabl (1905) über »Organbildende Substanzen usw.«

Wie aus den vorliegenden Tatsachen hervorgeht, sind die Ectosomen in den ersten Entwicklungsstadien immer nur auf einen bestimmten Bezirk des Zellplasmas beschränkt. Es beteiligt sich also an diesen Abscheidungen nicht das gesamte Zellplasma, sondern nur jeweils ein ganz bestimmter Teil desselben, welchen ich als besonderes »Körnchenplasma« vom übrigen Zellplasma unterscheiden will, und meine Auffassung ist nun die, daß im Zellplasma des noch ungefurchten Copepodeneies ein vom übrigen Eiplasma qualitativ verschiedenes Körnchenplasma existiert, welches die organbildende Substanz, die Anlagesubstanz für die Geschlechtsorgane darstellt. Bei der Furchung wird dann das Körnchenplasma in ganz gesetzmäßiger Weise innerhalb einer bestimmten Zellenfolge, in der Keimbahn, auf die beiden Urgeschlechtszellen übertragen, und bei dieser Verteilung des Körnchenplasmas auf die Keimbahnzellen werden dann die Ectosomen abgeschieden, so daß diese, die wir nach obigem als Stoffwechselprodukte des Plasmas betrachtet haben, durch ihr Auftreten gewissermaßen den Weg des Körnchenplasmas und damit also der Anlagesubstanz für die Geschlechtsorgane kennzeichnen oder signalisieren.

Die Gründe, warum das Körnchenplasma während der Teilung die Ectosomen als Stoffwechselprodukte ausscheidet, sind vor der Hand ganz unbekannt[1]).

Über die weitere Frage, welche Kräfte bei der Verlagerung des Körnchenplasmas in den Keimbahnzellen auf die eine Zellhälfte mitwirken, lassen sich nur Vermutungen aufstellen. Es kann dabei der Teilungsapparat eine Rolle spielen, insofern als die eine Sphäre einen stärkeren Einfluß auf das Körnchenplasma ausübt als die andre. Man müßte dann eben eine Ungleichartigkeit der beiden Centren der Keimbahnzellen an-

[1]) Man könnte sich vielleicht folgendes vorstellen: In der Körnchenzelle muß bei der Teilung derselben das Körnchenplasma vom übrigen Plasma geschieden werden, d. h. das Körnchenplasma wird immer in die eine Hälfte der Zelle transportiert. Dieser Umordnungsprozeß mag nun eine erhöhte Stoffwechseltätigkeit in den Körnchenzellen zur Folge haben, welche dann bewirkt, daß das Körnchenplasma die Ectosomen als Abscheidungsprodukte hinterläßt. Die Tatsache, daß die Ectosomen meist erst während der Kernteilung abgeschieden werden, also zu einer Zeit, wo die Stoffwechselvorgänge in der Zelle zwischen Kern und Zellplasma am geringsten sind, läßt sich vielleicht dadurch erklären, daß schon während der Zellenruhe infolge der Stoffwechselbeziehungen zwischen Kern und Körnchenplasma die Ectosomensubstanz in vorerst unsichtbarer Weise (flüssiger Form) zur Abscheidung gelangt, und daß erst durch die Bewegungsvorgänge, welche bei der Kernteilung im Zellkörper entstehen, gewissermaßen ein »Auskristallisieren« der Ectosomensubstanz in Form von Körnchen stattfindet.

nehmen, was ja auch schon bei andern Objekten festgestellt wurde. Bei manchen Objekten ließ sich schon äußerlich diese Ungleichartigkeit der Centren an der verschiedenen Größe der beiden Astern entnehmen. (Vergleiche die Entwicklung von *Asplanchna* von JENNINGS, 1886. Hier ist in der zur Entodermanlage führenden Zellenfolge während der ersten drei Furchungsteilungen der eine Aster immer größer als der andre). In andern Fällen dagegen (z. B. im Nematodenei, ZIEGLER, 1895) sind die beiden Centren gleich groß, und die Verschiedenheit der Centren ist nur aus der auffallenden Unsymmetrie der Zellteilung zu erschließen.

Bei der Teilung der letzten Körnchenzelle, der Stammzelle *S* der Urgenitalzellen, treten, im Gegensatz zu den früheren Teilungen der Keimbahnzellen, die Körnchen allseitig im Zellraum auf. Diese Erscheinung läßt sich mit der Annahme eines besonderen Körnchenplasmas ebenfalls gut erklären. Das Plasma der *S*-Zelle kann hiernach nur noch aus dem Körnchenplasma, der Anlagesubstanz für die Urgeschlechtszellen, bestehen, und zwar ist das gesamte Körnchenplasma in dieser Zelle als der letzten Stammzelle der Urgenitalzellen vereinigt; bei der Teilung wird dann dieses auf die zwei Urgeschlechtszellen gleichmäßig verteilt, wodurch die allseitige Abscheidung der Ectosomen im Zellraum verständlich wird. Daß zuweilen das Körnchenplasma bei der Teilung der *S*-Zelle keine Ectosomen mehr produziert, haben wir bei *Diaptomus coeruleus* gefunden, wie dies aber im einzelnen zu erklären ist, darüber möchte ich keine weiteren Vermutungen aufstellen. Auch bei den späteren Teilungen der Urgeschlechtszellen, durch welche die Gonaden ihre Entstehung nehmen, treten, wenigstens bei *Diaptomus coeruleus*, keine Körnchen mehr auf; jedoch scheinen in dieser Beziehung unter den einzelnen Arten Verschiedenheiten zu bestehen: HÄCKER fand bei *Diaptomus denticornis*, daß während der Teilung der Urgeschlechtszellen im Plasma wieder extranucleäre Abscheidungen hervortreten, welche dann aber bei den weiteren Teilungen der Urkeimzellen nicht mehr zum Vorschein kommen.

Wenn wir die Hypothese von der Ungleichwertigkeit der beiden Centren in den Körnchenzellen aufrecht erhalten wollen, so müssen wir nach den obigen Befunden für die Centren der *S*-Zelle gleiche Potenzen annehmen. Dieser Annahme steht auch weiter nichts im Wege, da ja auch die Teilprodukte der *S*-Zelle im Gegensatz zu den Teilprodukten der früheren Keimbahnzellen gleichartig sind, was dann wohl auch eine Gleichartigkeit ihrer beiden Centren bedingt.

Bei *Diaptomus coeruleus* werden die Ectosomen schon während der Copulation der Geschlechtskerne produziert und aus dieser Tatsache geht

hervor, daß das Körnchenplasma, ähnlich wie die organbildenden Substanzen in andern Eiern, schon im ungefurchten Ei vorhanden ist, wobei es einen bestimmten Bezirk an der Eiperipherie einnimmt. Diese Lagerung des Körnchenplasmas an der Eiperipherie kommt auch bei den mit Stickstoffgas behandelten Eiern wieder zum Vorschein (Fig. 87 und 88); bei diesen Eiern werden keine Zellgrenzen gebildet, und das körnchenproduzierende Plasma kann daher nicht auf bestimmte Zellen übertragen werden, sondern behält seine ursprüngliche Lage mehr oder weniger an der Peripherie des Eies bei. Bei normal sich entwickelnden Eiern erfährt aber das Körnchenplasma während des Furchungsprozesses eine andauernde Verlagerung, indem es immer von einer Körnchenzelle in die andre transportiert wird.

Im Vorstehenden ist nun eine Reihe von Hypothesen aufgestellt worden, um die Ectosomenerscheinung in den Keimbahnzellen des Copepodeneies zu erklären. Ich glaubte aber auf Grund der tatsächlichen Befunde die Annahme eines besonderen, vom übrigen Zellplasma qualitativ verschiedenen »Körnchenplasmas« im Copepodenei machen zu dürfen, da sich bei den Copepoden die Geschlechtsorgane in ihren Anlagen bis auf bestimmte Bezirke des noch ungefurchten Eies zurückverfolgen lassen. Das die Anlage der Geschlechtsorgane darstellende Körnchenplasma ist sodann weiterhin, wie ich glaube, durch die Produktion der Ectosomen von dem somatischen Plasma unterschieden.

Analogien zu unserm Fall haben wir in den Eiern von *Myzostoma*, *Cynthia*, *Gergonia*, *Ilyanassa* usw. kennen gelernt, wo ebenfalls schon im ungefurchten Ei bestimmten Organen bestimmte Anlagesubstanzen, beziehungsweise besondere Plasmaarten entsprechen, welche bei der Furchung auf die Urzellen der betreffenden Organe übertragen werden. Es ist nun ganz natürlich, daß sich diese organbildenden Substanzen in den verschiedenen Eiern in verschiedener Weise äußern. So bilden in den einen Fällen (*Myzostoma*, *Cynthia*) die organbildenden Substanzen Pigmentkörnchen, so daß sie dauernd in dieser Weise schon äußerlich zu erkennen sind, in andern Fällen dagegen (Copepodenei) besitzen die organbildenden Substanzen die Fähigkeit, nur zu gewissen Zeiten Stoffwechselprodukte abzuscheiden, und in wieder andern Fällen (*Ilyanassa*-, *Beroë*-Ei) äußern sich die organbildenden Substanzen überhaupt nicht in einer sichtbaren Weise.

Eine endgültige Lösung des Problems ist auch bei den Copepoden wohl nur auf experimentellem Wege zu erhoffen: wenn es gelingen würde, an dem ungefurchten Copepodenei den Teil des Dotters wegzuschneiden, der gerade das »Körnchenplasma« enthält, so müßte, wenn wirklich eine

besondere Anlagesubstanz für die Geschlechtsorgane im Ei existiert, bei den sich entwickelnden Larven ein Ausfall der Geschlechtszellen eintreten.

Bei den von mir untersuchten Süßwasser-Copepodenarten waren aber derartige Experimente infolge der besonderen biologischen Bedingungen, unter denen sich die Eier entwickeln, ausgeschlossen, und es muß in dieser Richtung wohl auf die Gunst andrer Objekte gerechnet werden.

Über das Vorkommen ähnlicher Körnchenbildungen im Tierreich.

Aus der Literatur sind mir bis jetzt mehrere Fälle bekannt geworden, bei denen ebenfalls die Anlage bestimmter Organe in frühen Stadien durch das Auftreten von Körnchenbildungen, welche mit den Ectosomen eine größere Ähnlichkeit besitzen, zum Ausdruck kommt.

Unter den Gasteropoden scheinen derartige Körnchenbildungen sehr verbreitet zu sein. So hat z. B. Blochmann (1882) bei *Neritina fluviatilis* gefunden, daß beim Übergang vom II- zum IV-Zellenstadium in den beiden Zellen an gewissen Stellen des Plasmas stark lichtbrechende Körnchen auftreten. Diese Körnchen werden im Verlaufe der Entwicklung ganz gesetzmäßig auf zwei Zellen, die sogenannten Urvelarzellen, übertragen, aus denen später sich die Zellen des Velumsaums bilden. Es handelt sich also bei *Neritina* auch um eine in sehr frühen Stadien hervortretende Organdifferenzierung, welche in Körnchenbildungen zutage tritt.

Große Ähnlichkeit mit den Ectosomen der Copepoden zeigen die Körnchenbildungen, die während der Entwicklung des Eies von *Physa fontinalis* L. (Wierzejski 1905) in bestimmten Zellen auftreten. Beim Übergang vom IV- zum VIII-Zellenstadium entstehen nämlich bei *Physa* in jeder der vier Zellen an der vegetativen Hälfte der Spindel Gebilde, welche Wierzejski auf Grund der großen Ähnlichkeit, welche diese mit den Körnchen der Copepoden besitzen, geradezu Ectosomen nennt. Bei der Durchschnürung der Zellen gelangen diese Ectosomen in die Macromeren (Entomeren) des vegetativen Poles des Eies, wo sie während der Ruheperiode der Zellen als dunkler gefärbte Flecken zu erkennen sind. Während der nächstfolgenden Stadien, vom VIII- bis XXIV-Zellenstadium, erscheinen sie während der Übergangs- und Ruhestadien immer wieder in derselben Lage. Im XXIV-Zellenstadium wandern sie dann von der Basis der vier Macromerenzellen in die Spitzen derselben, wo sie allmählich verschwinden. Wierzejsky nimmt an, daß die Ectosomen aufgelöst und auf einigen Zellen des Ectoderms verteilt werden.

Es liegt hier also auch »ein exquisiter Differenzierungsprozeß der Blastomeren« vor, der sich im Auftreten von Körnchen äußert.

Endlich sind noch Körnchenbildungen im Ei von einem Rädertier, *Asplanchna Henrikii de Guerne*, von JENNINGS (1896) beschrieben worden.

Im VIII-Zellenstadium tritt zu Beginn der Teilung in einer einzigen Zelle $d^{4 \cdot 1}$ eine »Körnchenwolke« auf. Diese Körnchen, welche nicht in genetischer Beziehung zum Kern stehen, gelangen dann im siebenten Furchungsstadium in die Zelle $d^{8 \cdot 3}$, welche im Laufe der Entwicklung den Entodermzellen ihre Entstehung gibt. Also auch hier wieder ein Differenzierungsprozeß eines Organs durch Körnchenbildungen.

Wenn nun auch die Ectosomen bei den Copepoden morphologisch nicht gerade mit den eben besprochenen Gebilden in jeder Beziehung zu identifizieren sind, so glaube ich doch, daß die Ursache aller dieser Bildungen in letzter Linie dieselbe ist: hier wie dort sind die Körnchen nur ein Ausdruck für die Stoffwechselvorgänge, welche sich in der Zelle im Zusammenhang mit den hier vorhandenen, besonderen organbildenden Substanzen bzw. Plasmaarten abspielen, und in allen diesen Fällen handelt es sich jedenfalls jeweils nur um besondere Erscheinungen des Stoffwechsels. Auch BOVERI erblickt die Ursache der Chromatindiminution in den Somazellen bei *Ascaris* in dem Einfluß einer in den Somazellen gegebenen, besonderen Plasmabeschaffenheit auf die Chromosomen.

Über die Beziehungen zwischen der Lage der Ectosomen im Ei und der Richtung der ersten Furchungsspindel.

Durch die Anwesenheit eines besonderen »Körnchenplasmas« im ungefurchten Copepodenei würde eine polare Differenzierung des Eies gegeben sein, und es erhebt sich jetzt die Frage: hat die Lage der Körnchen bzw. des »Körnchenplasmas« im Ei irgendwelchen bestimmenden Einfluß auf die Richtung der ersten Furchungsspindel? Wird durch die Lage des »Körnchenplasmas« schon von vornherein die Richtung der ersten Furche bestimmt?

Diese Verhältnisse konnten namentlich bei *Diaptomus coeruleus*, wo die Ectosomen schon vor der Copulation der Geschlechtskerne auftreten, genau studiert werden.

In einer seiner Arbeiten (1896) hat sich HÄCKER ebenfalls mit der Frage beschäftigt, welche Faktoren die Stellung der ersten Furchungsspindel im Copepodenei bestimmen, und er kam dabei zu folgenden Ergebnissen. Die Eier, welche aus der Oviductöffnung hervorquellen, legen sich innerhalb der gemeinschaftlichen Eisackhülle in mehreren Kolonnen

hinter- und nebeneinander, wobei sie zu wurst- oder biskuitförmigen Körpern zusammengepreßt werden. Diese prismatische Gestalt der Eier wird also lediglich bedingt durch äußere Faktoren (durch die Lage des Eies im Eisack), und weder die Eintrittsstelle des Spermatozoons noch der Ort der Richtungskörperbildung spielt dabei eine bestimmende Rolle. Die erste Furchungsspindel stellt sich nun entsprechend dem O. Hertwigschen Gesetz in die Richtung des längsten Eidurchmessers ein. Die Richtung der ersten Furche ist somit von der Gestalt des Eies und von seiner Lage im Eisack abhängig.

Mit diesen Befunden stehen nun meine Beobachtungen in vollem Einklang. Auch ich habe gefunden, daß sich die erste Furchungsspindel in die Richtung des größten Eidurchmessers einstellt (Fig. 3, 33, 48, 69 u. Textfig. 13). Bestimmte Beziehungen zwischen der Gestalt des Eies und der Lage der Ectosomen lassen sich aber nicht konstatieren, denn man findet bei *Diaptomus coeruleus* (Fig. 66, 67, 68) alle Lageverhältnisse der schon während der Geschlechtskerncopulation auftretenden Ectosomen im Ei; die Ectosomen können sowohl in den in der Längsachse des Eies gelegenen Bezirken der Eiperipherie auftreten als auch in solchen Bezirken, welche in einer zur Längsachse des Eies senkrechten oder schiefen Richtung gelegen sind.

Aus diesen Tatsachen geht also hervor, daß die Richtung der ersten Furche nicht von der Lage des »Körnchenplasmas« im Ei abhängig ist; denn die Richtung der ersten Furchungsspindel ist ja durch die Gestalt des Eies gegeben, welche aber durch die Lage der Körnchen, bzw. des »Körnchenplasmas« nicht bedingt wird.

Ganz ebenso lassen sich keine festen Beziehungen zwischen der Lage der Körnchen und der Lage des vom Ei wieder aufgenommenen zweiten Richtungskörpers aufstellen. Einmal findet man den zweiten Richtungskörper in der Nähe der Ectosomen, das andre Mal hat er sich in der den Ectosomen gegenüberliegenden Eihälfte angesiedelt. Dasselbe gilt auch für die späteren Stadien. In vielen Fällen sieht man den zweiten Richtungskörper in der Körnchenzelle, in andern Fällen dagegen ist er außerhalb der körnchenführenden Zelle zu finden. Eine bestimmte Regel gilt hier nicht; jedoch scheint eine gewisse Vorliebe des Richtungskörpers zur Körnchenzelle vorzuliegen, wie sich aus den zahlreichen Fällen, bei denen der Richtungskörper innerhalb der Körnchenzelle zu sehen ist, ergibt. Im Blastulastadium findet man ihn sehr häufig innerhalb einer der beiden Urgenitalzellen.

Literaturverzeichnis.

BLOCHMANN, FR. 1882. Über die Entwicklung von Neritina fluviatilis. Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Bd. XXXVI. S. 125—174.

—— 1886. Über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Heidelberg.

BAMBEKE, C. VAN. 1893. Elimination d'éléments nucléaires dans l'œuf ovarien de Scorpaena scrofa. Arch. Biol. Tom. XIII. p. 89—124.

BOVERI, TH. 1899. Die Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Berücksichtigung auf die Kernverhältnisse. Festschrift zum 70. Geburtstage von CARL KUPFFER. S. 383—430.

—— 1901. Über die Polarität des Seeigeleies. Verh. der phys.-med. Ges. zu Würzburg. Bd. XXXIV. S. 145—176.

BRAUN, H. 1907. Über die specifischen Chromosomenzahlen in der Gattung Cyclops. Zoolog. Anzeiger. Bd. XXXII. S. 407—412.

—— 1909. Die specifischen Chromosomenzahlen der einheimischen Arten der Gattung Cyclops. Archiv für Zellforschung. Bd. III. S. 449—482.

CONKLIN, Ed. 1905. Organ-forming Substances in the Eggs of Ascidians. Biolog. Bull. Vol. VIII. Nr. 4. p. 205—230.

CRAMPTON, H. E. 1896. Experimental Studies on Gasteropod. Development. Archiv für Entw.-Mech. Bd. III. S. 1—19.

DEBAISIEUX, P., 1909. Les débuts de l'ovogénèse dans le dytiscus marginalis. La Cellule. Bd. XXV. p. 207—236.

DRIESCH, H. 1897. Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. Anhang III. Einiges über die Organisation des Eies und über die ersten Entwicklungsvorgänge von Myzostoma. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IV. S. 75—124.

EIGENMANN, C. H. 1897. Sex differentiation in the viviparous Teleost Cymatogaster. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IV. S. 125—179.

FISCHEL, A. 1897. Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei. I. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VI. 1897. S. 109—130 und II.—IV. Bd. VII. 1898. S. 557—630.

—— 1903. Entwicklung und Organdifferenzierung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XV. S. 679—750.

GIARDINA, A. 1901. Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nell Dytiscus. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiolog. Bd. XVIII. Heft 10/12. S. 417—484.

GOLDSCHMIDT, R. 1904a. Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protist.-Kunde. V. Bd. S. 126—144.

—— 1904b. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. Zoolog. Jahrbücher. Abt. f. Anat. u. Ontg. der Tiere. Bd. XXI. Heft 1. S. 41—134.

GOLDSCHMIDT, R. und POPOFF, METH. 1907. Die Caryokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protist.-Kunde. Bd. VIII. S. 321—343.

GROBBEN, C. 1879. Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris. Arb. Zoolog. Instit. Wien. Bd. II. S. 203—268.

HÄCKER, V. 1892. Die Kernteilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von Cyclops. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XXXIX. S. 556—581.

—— 1894. Über generative und embryonale Mitosen, sowie über pathologische Kernteilung. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XLIII. S. 759—787.

HÄCKER, V. 1896. Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von Cyclops. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XLVI. S. 579—618.

—— 1897. Die Keimbahn von Cyclops. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XLIX. S. 35—91.

—— 1899. Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena.

—— 1903. Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXVII. S. 297—400.

—— 1904. Über die in malignen Neubildungen auftretenden heterotypischen Teilungsbilder. Biolog. Centralbl. Bd. XXIV. S. 787—797.

—— 1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u. Fortschr. d. Zoologie. Bd. I. S. 1—130.

HEIDENHAIN, M. 1907. Plasma und Zelle. Abt. I. Lief. 1. Jena.

HERTWIG, O. 1906. Allgemeine Biologie. 2. Aufl. Jena.

JENNINGS, H. S. 1896. The early development of Asplanchna Henrikii De Guerne. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Vol. XXX. p. 1—117.

KAHLE, W. 1908. Die Pädogenesis der Cecidomyiden. Zoologica Stuttgart. Heft 55. 80 S.

KORSCHELT, E. und HEIDER. K. 1902. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. Lief. 1.

LOEB, JACQ. 1906. Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig.

MAAS, O. 1908. Über den Bau des Meduseneies. Verh. d. deutschen Zoolog. Ges. 18. Vers. S. 114—129.

MATSCHECK, H. 1909. Zur Kenntnis der Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Zoolog. Anz. Bd. XXXIV. S. 42—54.

—— 1910. Über Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Archiv für Zellforschung. Bd. V. S. 37—119.

METSCHNIKOFF, E. 1866. Embryologische Studien der Insekten. Zeitsch. f. wiss. Zoolog. Bd. XVI. S. 389—500.

MEVES, FR. 1900. Über den von V. LA VALETTE ST. GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI. S. 553—606.

—— 1907a. Über Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anzeiger. Bd. XXXI. S. 399—407.

—— 1907b. Die Chondriokonten in ihrem Verhältnis zur Filarmasse FLEMMINGS. Anat. Anzeig. Bd. XXXI. S. 561—569.

—— 1907c. Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Archiv f. mikr. Anat. Bd. LXX. S. 414—491.

—— 1908. Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat, Bd. LXXII. S. 816—867.

PEDASCHENKO. 1898. Die Embryonalentwicklung und Metamorphose von Lernaea brachialis L. Trav. Soc. Imp. Natural St.-Pbourg. Vol. XXIV. Livr. 4. p. 1—246. Résumé p. 247—310.

POPOFF, METH. 1907. Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Archiv. f. mikr. Anat. Bd. LXX. S. 43—129.

RABL, C. 1906. Über »Organbildende Substanzen« und ihre Bedeutung für die Vererbung. Leipzig.

Rückert, J. 1895. Zur Befruchtung von Cyclops strénuus Fisch. Anat. Anzeig. Bd. X. S. 708—720.

Schiller, J. 1908. Über künstliche Hervorrufung von Vierergruppen bei Cyclops. Zoolog. Anzeig. Bd. XXXII. S. 616—621.

—— 1909. Über künstliche Erzeugung »primitiver« Kernteilungsformen bei Cyclops. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXVII. Hft. 4. S. 561—609.

Schmeil, O. 1892. Deutschlands freilebende Süßwasser-Copepoden. Bibliotheca Zoologica. 1892—1896.

Verworn, M. 1901. Allgemeine Physiologie. 3. Auflage. Jena.

Wassilieff, A. 1907. Die Spermatogenese von Blatta germanica. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXX. S. 1—42..

Wierzeyski, A. 1905. Embryologie von Physa fontinalis L. Zeitschrift f. wissensch. Zoolog. Bd. LXXXIII. S. 502—706.

Wilson, E. B. 1904. The Cell in Development and Inheritance. II. Edit., New York.

—— 1905. The problem of Development. Science N. S. Vol. XXI. p. 281—294.

Wolf, E. 1905. Die Fortpflanzungsgeschichte unserer einheimischen Copepoden. Zoolog. Jahrbücher. Bd. XXII. S. 1—180.

Ziegler, H. E. 1895. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. Bd. LX. S. 351—410.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVII—XXX.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

R = Zweiter Richtungskörper; E = Urentodermzelle; E_1, E_2—E_4 = Abkömmlinge der E-Zelle; S = Stammzelle der Urgeschlechtszellen; Ug = Urgeschlechtszellen.

Sämtliche Figuren sind nach Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 1 mittels Camera gezeichnet. Bei den Figuren, die nicht in dieser Vergrößerung gezeichnet sind, sind die Vergrößerungen besonders angegeben. Meist stellen die Figuren Abbildungen je eines Schnittes dar. Die Körnchenzellen und die Urgeschlechtszellen tragen einen roten Ton, die Somazellen einen grauen.

Tafel XXVII.

Fig. 1—18. *Cyclops fuscus* var. *distinctus.*

Fig. 1. Stadium I. Copulation der Geschlechtskerne.

Fig. 2. Stad. I. Vorbereitung des ersten Furchungskerns zur Teilung. Phase der Diakinese. Erstes Auftreten der Ectosomen.

Fig. 3. Stad. I—II. Äquatorialplatte. Höchste Entfaltung der Ectosomen. R = Zweiter Richtungskörper, welcher in das Eiinnere wieder eindringt.

Fig. 4. Stad. II. Die Tochterdoppelkerne haben sich eben wieder neu gebildet. Zusammenfließen der Ectosomen zu unförmigen, größeren Brocken.

Fig. 5. Stad. II. Lockeres Knäuelstadium. Im körnchenführenden Produkte immer noch einige alte Brocken.

Fig. 6. Stad. II—IV. Die Kerne haben die Phase der Diakinese erreicht. In der Körnchenzelle nebeneinander neue, frisch entstandene Ectosomen und noch Überreste der alten.

Fig. 7. Stad. II—IV. (kombiniert aus zwei Schnitten). Dicentrische Wanderungen der Chromosomen. Höchste Entfaltung der Ectosomen. Die Körnchenzelle zeigt schon eine geringe Phasendifferenz.

Fig. 8. Stad. IV. Rekonstitution der Tochterdoppelkerne. Auflösung der Ectosomen.

Fig. 9. Stad. IV. Die Kerne befinden sich in Ruhe. In der Körnchenzelle die Überreste der Ectosomen.

Fig. 10. Stad. IV—VIII. Die Kerne befinden sich im diakinetischen Stadium. Hervortreten von neuen Ectosomen.

Fig. 11. Stad. IV—VIII. Dicentrische Wanderung der Chromosomen. In der Körnchenzelle sind immer noch Überreste von alten Körnchen zu sehen. Die Phasendifferenz der Körnchenzelle hat sich vergrößert.

Fig. 12. Stad. VIII. Die Tochterdoppelkerne sind im Ruhezustand. In der Körnchenzelle Auflösung der Ectosomen.

Fig. 13a. Stad. XVI. Alle Zellen zeigen das Ruhestadium mit Ausnahme der Körnchenzelle, welche erst die Phase des Dispirems erreicht hat.

Fig. 13b. Stad. XVI. Oberflächenbild. Die Teilung der Körnchenzelle vollendet.

Fig. 14. Stad. XVI—(XXVIII, *E*, *S*). Beginn des fünften Furchungsschritts. *E* und *S* = Abkömmlinge der Körnchenzelle des Stadiums XVI. *S* ist das körnchenführende Produkt, *E* das körnchenfreie.

Fig. 15a und 15b. Stad. (XXVIII *E*, *S*)—(XXVIII, 2 *E*, *S*). (zwei aufeinanderfolgende Schnitte). Teilung der *E*-Zelle, die Richtung der Spindel ist senkrecht zur Zeichnungsebene. Schluß des fünften Teilungsakts.

Fig. 16a. Stad. (XXVIII 2 *E*, *S*)—(LVI, 2 *E*, *S*). Beginn des sechsten Furchungsschritts. Ganz beträchtliche Phasenunterschiede zwischen den einzelnen Blastomeren.

Fig. 16b. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Äquatorialplatte einer dem Ei der Fig. 16a zugehörigen Furchungszelle stärker vergrößert. Es lassen sich elf Chromosomen hier feststellen.

Fig. 17. Stad. (LVI, 2 *E*, *S*)—(LVI, 4 *E*, *S*). Ende des sechsten Teilungsschritts. Teilung der zwei *E*-Zellen.

Fig. 18. Stad. (LVI, 4 *E*, *S*)—(LVI, 4 *E*, 2 *Ug*). Oberflächenbild. Ende des sechsten Teilungsschritts. Die *S*-Zelle teilt sich in die beiden definitiven Urgenitalzellen, wobei Ectosomen im ganzen Umkreise der Teilungsfigur erscheinen.

Tafel XXVIII.

Fig. 19—27. *Cyclops fuscus* var. *distinctus*.

Fig. 19. Stad. (LVI, 4 *E*, 2 *Ug*)—(CXII, 4 *E*, 2 *Ug*). Beginn des siebenten Teilungsakts. Die den *Ug*-Zellen gegenüber liegenden Blastomeren beginnen mit der Teilung zuerst.

Fig. 20. Stad. (XXVIII 2 *E*)—(LVI, 2 *E*, 2 *Ug*). Sechster Teilungsschritt. In diesem Ei teilt sich die *S*-Zelle ausnahmsweise schon in diesem frühen Stadium.

Fig. 21. Stad. (LVI, 4 *E*, 2 *Ug*). Ausnahmsweise frühe Bildung der *Ug*-Zellen.

Fig. 22. Stad. (CXII, 4 *E*, 2 *Ug*)—(CXII, 8 *E*, 2 *Ug*). Die Teilung des siebenten Furchungsschritts greift nun auch auf die vier *E*-Zellen über.

Fig. 23. Stad. (CXII, 8 *E*, 2 *Ug*). Der siebente Furchungsakt ist abgeschlossen. Die *Ug*-Zellen rücken allmählich in die Tiefe.

Fig. 24. Stad. (CXX, 2 *Ug*)—(CCXL, 2 *Ug*). Achter Teilungsschritt. Die Zellen der Rückenseite des Embryos fangen mit der Teilung an.

Fig. 25. Stad. (CCXL, 2 *Ug*). Der achte Teilungsschritt ist abgeschlossen.

Fig. 26a. Stad. (CCXL, 2 *Ug*)—(CDLXXX, 2 *Ug*). Neunter Teilungsschritt. Der Gastrulationsprozeß ist in vollem Gange. Die zwei *Ug*-Zellen stellen sich den Entodermzellen entgegen, es kommt deshalb zu einer Bechergastrula.

Fig. 26b. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Eine der beiden Urgeschlechtszellen der Fig. 26a mit ihrem Kerne vergrößert dargestellt. Im Kern sind elf Chromosomen zu zählen.

Fig. 27a. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Urgeschlechtszelle mit ihrem Kern von einem Embryo. Die chromatische Substanz ist in »vierergruppenartigen Gebilden« angeordnet.

Fig. 27b. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Urgeschlechtszelle mit Kern eines etwas weiter entwickelten Embryos. Anordnung des Chromatins in zwei getrennte, dichte Knäuelfiguren.

Fig. 27c. (Leitz hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Urgeschlechtszelle mit Kern eines Embryos von *Cyclops insignis.* »Vierergruppen« im Kern.

Fig. 28—31. *Cyclops viridis.*

Fig. 28. Stad. (CXX, 2 *E*, *S*)—(CXX, 4 *E*, *S*). Endphase des siebenten Teilungsschritts; die 2 *E*-Zellen teilen sich eben. *S*-Zelle verharrt noch in Ruhe.

Fig. 29. Stad. (CXX, 4 *E*, *S*). Der siebente Teilungsakt ist abgeschlossen.

Fig. 30. Stad. (CXXIV, *S*)—(CCXLVIII, *S*). Beginn des achten Teilungsschritts.

Fig. 31a. Stad. (CCXLVIII, *S*)—(CCXLVIII, 2 *Ug*). Die Teilung des achten Furchungsschritts greift nun auf die Entodermzellen über, ebenso teilt sich jetzt auch die *S*-Zelle.

Fig. 31b. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Die Äquatorialplatte einer sich teilenden *S*-Zelle. Ungefähr zwölf längsgespaltene Chromosomen.

Fig. 32—40. *Cyclops albidus.*

Fig. 32. Stad. I. Übergang der diakinetischen Phase zur Asterphase. Erstes Auftreten der Ectosomen in Form von ganz feinen Tröpfchen.

Fig. 33. Stad. I—II. Äquatorialplatte. Zunahme der Ectosomen.

Fig. 34. Stad. I—II. Dicentrische Wanderung der Chromosomen. Höchste Entwicklung der Ectosomen.

Fig. 35. Stad. II. Neubildung der Tochterdoppelkerne. Auflösung der Ectosomen.

Fig. 36. Stad. II. Ruheperiode der Kerne. Ectosomen vollständig verschwunden.

Fig. 37. Stad. XVI. Sehr späte Teilung der Körnchenzelle.

Fig. 38. Stad. (XIV, *E*, *S*)—(XXVIII, *E*, *S*). Beginn des fünften Teilungsakts.

Fig. 39. Stad. (XXVIII, *E*, *S*)—(XXVIII, 2 *E*, *S*). Ende des fünften Teilungsschritts.

Fig. 40. Stad. (XXVIII, 2 *E*, *S*)—(LVI, 2 *E*, *S*). Beginn des sechsten Furchungsschritts.

Tafel XXIX.

Fig. 41—47. *Cyclops albidus.*

Fig. 41. Stad. (LVI, 2 *E*, *S*)—(LVI, 4 *E*, *S*). Immer noch sechster Teilungsschritt.

Fig. 42. Stad. (LVI, 4 *E*, *S*)—(LVI, 4 *E*, 2 *Ug*). Ende des sechsten Teilungsschritts. Die *S*-Zelle teilt sich jetzt in die zwei *Ug*-Zellen.

Fig. 43. Stad. (LVI, 4 *E*, 2 *Ug*)—(CXII, 4 *E*, 2 *Ug*). Beginn des siebenten Teilungsschritts.

Fig. 44. Stad. (CXX, 2 *Ug*). Der siebente Furchungsschritt ist abgeschlossen.

Fig. 45. Stad. (CXX, 2 *Ug*)—(CCXL, 2 *Ug*). Achter Teilungsschritt.

Fig. 46. Stad. (CCXL, 2 *Ug*). Achter Teilungsschritt abgeschlossen.

Fig. 47. Dreigliederiges Embryostadium.

Fig. 48—53. *Cyclops fuscus.*

Fig. 48. Stad. I—II. Dyasterfigur. Ectosomen um die eine Sphäre.

Fig. 49. Stad. II—IV. Dicentrische Wanderung der Chromosomen. Die Körnchenzelle ist hinter ihrer Schwesterzelle in der Furchung etwas zurück.

Fig. 50. Stad. XXXII. Ende des fünften Teilungsakts. Körnchenzelle zeigt eine ganz bedeutende Phasendifferenz.

Fig. 51. Stad. (XXX, *E*, *S*)—(LX, *E*, *S*). Beginn des sechsten Teilungsakts.

Fig. 52. Stad. (CXX, 4 *E*, *S*)—(CXX, 4 *E*, 2 *Ug*). Schluß des siebenten Furchungsschritts. Die *S*-Zelle teilt sich eben.

Fig. 53. Stad. (CXXIV, 2 *Ug*). Achter Teilungsakt ist abgeschlossen. Die *Ug*-Zellen sind etwas in die Tiefe gerückt.

Fig. 54—60. *Cyclops strenuus.*

Fig. 54. Stad. I. Copulation der Geschlechtskerne. Die Körnchen im Zellplasma sind wahrscheinlich Pigmentkörnchen.

Fig. 55. Stad. I—II. Phase der Diakinese. Erstes Erscheinen der Ectosomen.

Fig. 56. Stad. I—II. Äquatorialplatte. Die Ectosomen haben noch eine Zunahme erfahren.

Fig. 57a. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Äquatorialplatte einer ersten Furchungsspindel, in dieser sind 22 längsgespaltene Chromosomen zu zählen.

Fig. 57b. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Äquatorialplatte einer Furchungszelle des II-Zellenstadiums. Ebenfalls 22 längsgespaltene Chromosomen.

Fig. 58. Stad. II. Rekonstitution der Tochterdoppelkerne. Auflösung der Ectosomen.

Fig. 59. Stad. II. Die Kerne befinden sich in Ruhe. Von Ectosomen ist nichts mehr zu sehen.

Fig. 60. Stad. IV—VIII. Die Kerne befinden sich im Asterstadium. In der einen Zelle Ectosomen.

Fig. 61. *Cyclops insignis.*

Fig. 61. Ei von *Cyclops insignis*. Stad. II—IV. Die Körnchenzelle ist in der Teilung etwas hinter ihrer Schwesterzelle zurück.

Fig. 62—64. *Cyclops Leuckarti.*

Fig. 62. Stad. II—IV. Asterstadium. In der einen Zelle Ectosomen.

Fig. 63. Stad. IV. Ruhestadium. Ectosomen verschwunden.

Fig. 64. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Urgeschlechtszelle mit Kern. Im Kern ist die chromatische Substanz in zwei getrennte Knäuelfiguren angeordnet, wobei aber die eine eine dichte, die andre eine lockere Anordnung des Fadenknäuels aufweist.

Fig. 65a—d. *Canthocamptus staphylinus.*

Fig. 65a—d. Einige Zellen vom XVI-Zellenstadium. Pathologische Kernteilungen.

Tafel XXX.

Fig. 66—84. *Diaptomus coeruleus.*

Fig. 66. Stad. I. Annäherung der zwei Vorkerne. Sehr frühes Auftreten der Ectosomen.

Fig. 67. Stad. I. Copulation der Geschlechtskerne.

Fig. 68. Stad. I—II. Diakinese. Auflösung der Ectosomen.

Fig. 69. Stad. I—II. Dicentrische Wanderung der Chromosomen.

Fig. 70. Stad. II—IV. Zweiter Teilungsschritt.

Fig. 71. Stad. IV—VIII. Dritter Teilungsschritt.

Fig. 72. Stad. VIII—XVI. Vierter Teilungsschritt.

Fig. 73. Stad. XVI—XXXII. Fünfter Teilungsschritt.

Fig. 74. Stad. (XXX, *E*, *S*)—(*LX*, *E*, *S*). Anfang des sechsten Teilungsschritts.

Fig. 75a. Stad. (LX, *E*, *S*)—(LX, 2 *E*, *S*). Endphase des sechsten Teilungsschritts.

Fig. 75b. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Furchungskern einer *E*-Zelle vom LXIV-Zellenstadium. Die zwei Schnitte gehören zusammen. 28 Chromosomen.

Fig. 76. Stad. (LX, 2 *E*, *S*)—(CXX, 2 *E*, *S*). Beginn des siebenten Teilungsschritts.

Fig. 77. Stad. (CXX, 2 *E*, *S*)—(CXX, 4 *E*, *S*). Siebenter Teilungsschritt.

Fig. 78a. Stad. (CXXIV, *S*)—(CXXIV, 2 *Ug*). Schluß des siebenten Teilungsakts.

Fig. 78b. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Kern einer *S*-Zelle im diakinetischen Stadium. 28 Chromosomen.

Fig. 79. Stad. (CXXIV, 2 *Ug*). Blastulastadium.

Fig. 80. Stad. (CXXIV, 2 *Ug*)—(CCXLVIII, 2 *Ug*). Achter Teilungsschritt.

Fig. 81. Stad. (CCXLVIII, 2 *Ug*). Der achte Teilungsakt ist abgeschlossen.

Fig. 82. Stad. Längsschnitt durch einen Nauplius; rechts und links vom Darm je eine Urgeschlechtszelle.

Fig. 83a. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Kern der Urgeschlechtszelle im dichten Knäuelstadium.

Fig. 83b. (Leitz, hom. Öl-Im. $^1/_{12}$, Oc. 4.) Kern der Urgeschlechtszelle im diakinetischen Stadium.

Fig. 84. Längsschnitt durch einen Metanauplius. Eine Urgenitalzelle hat sich geteilt, so daß die Gonadenanlage sich jetzt aus drei Zellen zusammensetzt.

Fig. 85. *Diaptomus gracilis.*

Fig. 85. Stad. II—IV.

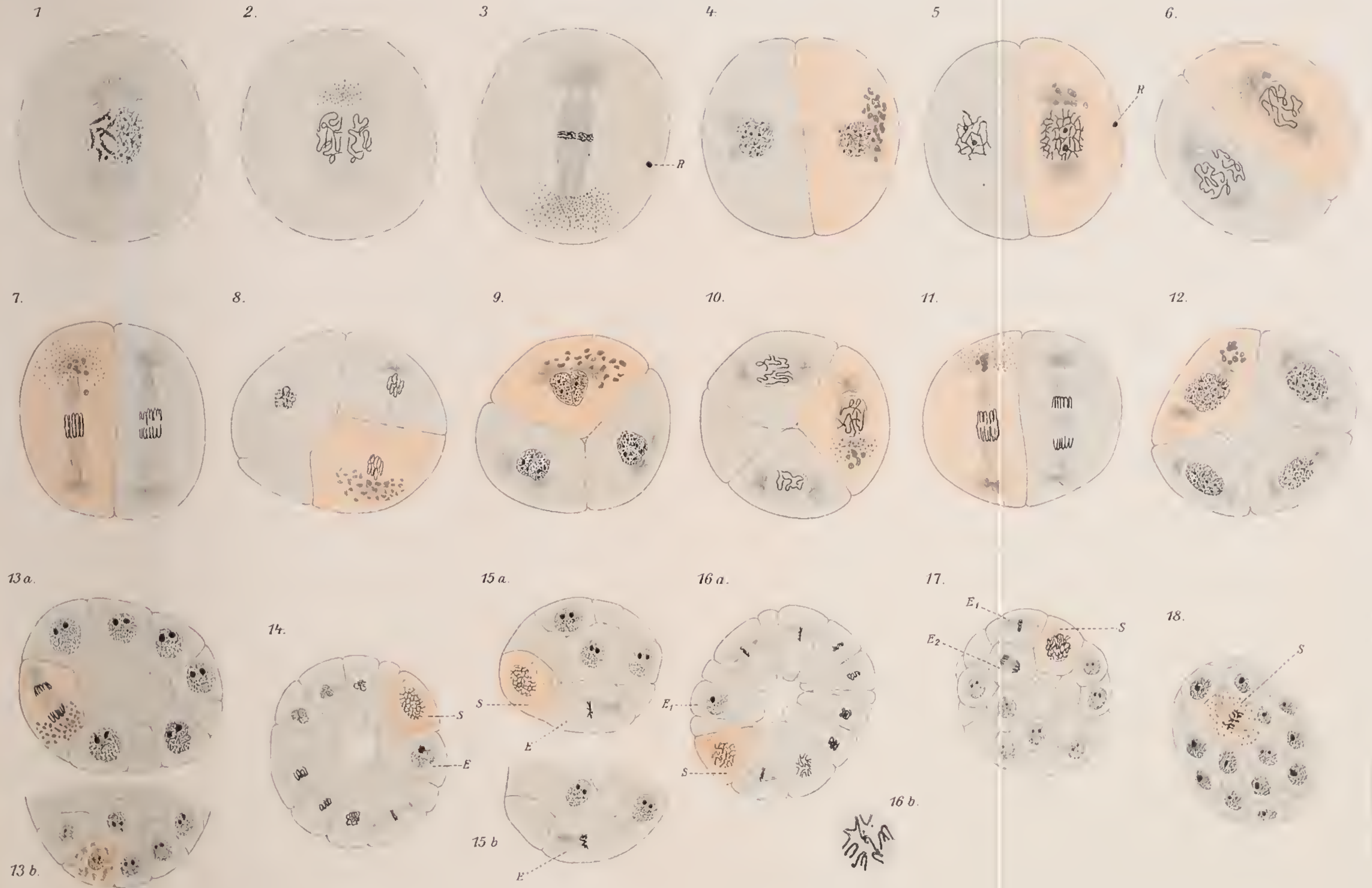
Fig. 86. *Cyclops viridis.*

Fig. 86. Das Ei wurde mit Kohlensäuregas behandelt; I. Furchungsspindel, vermehrte Produktion von Ectosomen.

Fig. 87—88. *Cyclops fuscus* var. *distinctus.*

Fig. 87. Mit Stickstoffgas behandelt. Zweiter Teilungsschritt, keine Zellgrenzen.

Fig. 88. Mit Stickstoffgas behandelt. Zweiter Teilungsschritt abgeschlossen.



Amma gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



Amma del. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena



Amma del. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



Amma del. Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith.Anst.v. Johannes Arndt, Jena

Die Reifung des Seesterneies bei experimenteller Parthenogenese.

Von

Dr. Paul Buchner.
Assistent am Zool. Institut München.

Mit 7 Textfiguren und Tafel XXXI—XXXIV.

Im Verhältnis zu dem Interesse, das die Entwicklungsmechanik in den letzten 10 Jahren an den Ergebnissen der parthenogenetischen Forschung genommen hat, ist die beschreibende Cytologie auf diesem Gebiete zurückgeblieben. Wenn natürlich auch schon unmittelbar nach den ersten Erfolgen der künstlichen Parthenogenese die Frage aufgeworfen wurde nach dem Verhalten der Chromosomen und insbesondere nach ihrer Zahl, so gibt es doch merkwürdigerweise einigermaßen eingehendere Behandlungen der Frage an der Hand von Serienschnitten nur wenige. Wenn auch das Forschungsgebiet der künstlichen Parthenogenese schon lange nicht mehr auf die Echinodermen sich beschränkt, so bilden Seeigel und Seesterne doch auch jetzt noch das klassische Material zur Lösung dieser Fragen. Über die Verhältnisse bei Seeigeln, die die viel einfacheren sind, sind wir genügend orientiert, die komplizierteren Zustände bei *Asterias* aber sind nur mangelhaft bekannt. Dieser Umstand und der, daß Kostanecki für ein Mollusk (*Mactra*), bei dem wir mit *Asterias* übereinstimmende Vorgänge erwarten mußten, höchst eigenartige Vorgänge beschrieben hat, die mit den entsprechenden Ergebnissen auf dem Gebiet der natürlichen Parthenogenese, die wir naturgemäß hierbei stets im Auge behalten müssen, in keiner besonders engen Beziehung stehen, haben mich veranlaßt, das Verhalten der Reifeteilungen der künstlich zur parthenogenetischen Entwicklung angeregten *Asterias*-Eier zu studieren.

Es ist ja bekannt, daß uns ein glücklicher Umstand Gelegenheit gegeben hat, in Seestern- und Seeigeleiern ein gleich günstiges Material

zu besitzen, einmal für ein Ei, das mit intaktem Keimbläschen ins Seewasser entleert wird, um hier die beiden Reifeteilungen zu erleiden (wie auch bei *Mactra*, dem Material Kostaneckis), und ferner für ein solches, dessen völlige Reifung im mütterlichen Ovar vor sich geht, und dessen Chromatingehalt bei der Emission auf dem Stadium des weiblichen Pronucleus steht. Daraus allein ergeben sich für das Studium des Chromatins parthenogenetischer Eier und Embryonen eine Reihe interessanter und einer Lösung günstiger Fragestellungen. Hier soll allein die beantwortet werden: Laufen nach einer Behandlung der eben ausgetretenen *Asterias*-Eier mit Kohlensäure gesättigtem Seewasser, die seit Delages Angaben das eleganteste Mittel zur Entwicklungserregung ohne Sperma für *Asterias* darstellt, die beiden Reifeteilungen normal ab und entwickelt sich ein Embryo mit der reduzierten Chromosomenzahl; oder unterbleibt durch irgendwelche Abnormität des Reifungsvorgangs die Reduktion; oder endlich, reduzieren die beiden Teilungen die mütterlichen Erbsubstanzen und ergänzen sie erst in der Folge unabhängig von der Richtungskörperbildung durch einen besonderen regulatorischen Vorgang, wie dies nach Kostaneckis Angaben nicht ausgeschlossen wäre?

Ausgeführt habe ich den experimentellen Teil meiner Untersuchung im Winter 1909/10 an der zoologischen Station in Neapel, die mich hierbei nicht minder durch ihre stete Hilfsbereitschaft zu Dank verpflichtet hat, als bei dem den vorangehenden Sommer füllenden Studium der Chätognatenkeimbahn.

Die Konstitution des abgelegten Eies.

M. Hartmann hat im Jahre 1902, angeregt durch Befunde R. Hertwigs an Protozoen (*Actinosphaerium*), die Frage nach der Entstehung der Chromosomen des reifenden Seesterneies zum ersten Mal eingehender studiert und ist dabei — sein Material war *Asterias glacialis* — zu dem Resultat gekommen, daß im Kerngerüst des Eies vor der Auflösung zur 1. Richtungsspindel keine Tetraden zu finden sind. Die zu ihrem Aufbau nötigen Substanzen seien im Nucleolus kondensiert und aus ihm sprossen gleichsam die Tetraden hervor. Hierbei zeigen sich am Nucleolus Zerfallserscheinungen, er streckt sich gelegentlich birnförmig nach der Strahlung zu, die die Tetraden bei sich sammelt und zerfällt in unregelmäßige Bruchstücke. Eine solche Auffassung, die, wenn man von Cornoys Angaben absieht, damals isoliert dastand, mußte Aufsehen und Skepsis erregen, denn daß sich ein solches Verhalten »mit Sicherheit nie ohne Zwang mit der Annahme einer Individualität und damit auch qualitativen

Verschiedenheit der Chromosomen in Einklang bringen lassen« würde, hat schon der Verfasser am Schluß seiner Arbeit ausgedrückt. Eine Nachprüfung mußte sie sich von seiten der WEISMANNschen Schule gefallen lassen, die K. GÜNTHER unternahm. Das Resultat war, daß auch er eine Abgabe der Chromosomen vom Nucleolus beobachtete, aber HARTMANNS Ansicht gegenüber, der hierin eine Gestaltung der Chromosomen aus dem vorher indifferenten Material des Nucleolus erblickte, die verfocht, daß die Chromosomen — vor der Bildung des Nucleolus schon vorhanden — nur in diesen zeitweise hineintreten, um dann später wieder abgegeben zu werden, nicht aber im Nucleolus zu entstehen. Damit war nun glücklich eine Fassung gefunden, die man mit wenig Gewalt der Vorstellung WEISMANNS von den Chromosomen wieder einordnen konnte. GÜNTHER will aber damit nicht etwa einen exzeptionellen Fall beschrieben haben, er schließt seine Arbeit mit dem allgemeinen Ergebnis, daß der Nucleolus einen vom Kerngerüst ausgeschiedenen Tropfen darstelle, in den das Chromatin eindringt, um sich in ihm zu sondern und für seine Teilung zu ordnen. Die Fälle, die außer *Asterias* ihm zu Gebote standen, um seine Hypothese zu stützen, sind nicht zahlreich: BÖHMIG (1889), WILSON (1901), GOLDSCHMIDT (1902), GARDINER (1899). Bevor wir aber über die Literatur weiter sprechen, wollen wir den Fall *Asterias* selbst nach eignen Beobachtungen einer Prüfung unterziehen. Beide Autoren verlangen für ihr Objekt, daß die Wachstumsperiode völlig frei sei von irgendwelchen Tetraden im Kerngerüst oder doch wenigstens ein beträchtlicher Teil derselben (GÜNTHER). Ich habe auf Taf. XXXI eine Anzahl Kernbläschen gezeichnet, wie ich sie in jedem *Asterias*-Ovar vorgefunden habe (Fig. 1—5). Auf den ersten Blick ist aus ihnen zu entnehmen, daß es in der Entwicklung des Eierstockseies keinen Moment gibt, der der typischen Tetraden entbehrte. Die junge Ovocyte (Fig. 1) besitzt ihren Nucleolus und eine Anzahl feiner Chromatinfädchen, an denen ich keinen Längsspalt entdeckte, wohl aber eine häufige U-förmige Umbiegung, die den Modus der Tetradenbildung erkennen läßt. Auf älteren Stadien hat die Tetrade an Größe zugenommen. Die Umbiegung ist fortgeschritten und häufig noch von einer zopfartigen Umschlingung der beiden Schenkel begleitet worden. Nun ist auch das eine oder andre Mal eine Längsspaltung der Tetrade erkennbar (Fig. 2, 3). Nach meiner Auffassung solcher Tetradenformen, wie ich sie für Orthopteren eingehend begründet (1909) und seitdem nur bestätigt gefunden habe, geht die Chromosomen trennende Grenze stets durch die Umbiegungsstelle, die eben dadurch hierzu prädestiniert ist. Später werden die Chromosomen, die im ganzen Kern verteilt liegen, stark kondensiert zu gedrungenen Stäbchen und

Würfeln. die häufig aus zwei deutlich getrennten Teilen bestehen. Nicht selten klebt das eine oder andre an der Oberfläche des Nucleolus, ohne daß es sich aber um ein Hinein- oder Herausschlüpfen handelt. Das ist auch der Zustand des Kernes, wenn nach Austritt ins Wasser außerhalb des Kernes die Strahlung erscheint. Nach Hartmann und Günther ist zu dieser Zeit der Kern völlig frei von eingelagerten chromatischen Gebilden (vom Nucleolus abgesehen). Man vergleiche hierzu Fig. 6 und man wird zugeben, daß wir eine solche Darstellung, die wohl durch ein übermäßiges Differenzieren verschuldet worden war, als unrichtig aufgeben müssen.

Ich hatte diese Überzeugung schon gebildet, als ich in der Literatur auf Jordans Echinodermenuntersuchungen stieß und sah, daß hier bereits die gleiche Ansicht ausgesprochen wurde (1907, 1908). "The chromosomes do not arise from out of the nucleolus. Frequently the chromosome group is in such close superficial contact with the nucleolus as to give the appearance of nucleolar origin." Wir stimmen auch mit ihm in der Form der stets zu findenden Tetraden überein und in der Annahme, daß das Centriol bei *Asterias* nicht aus dem Kern stammt, da auch er die Strahlung im Plasma findet zu Zeiten, in denen die Kernmembran völlig intakt ist. Wie wir, hat auch Jordan beobachtet, daß der Nucleolus gar nicht selten an der dem auflösenden Centriol entgegengesetzten Stelle zerfällt. Den Beispielen Jordans, daß auch sonst Chromosomen sich gelegentlich gern an den Nucleolus heften (E. G, Conklin 02, bei *Crepidula*; F. R. Lillie 06, bei *Chaetopterus*) ließen sich noch gar manche zufügen, z. B. Lams (1910) für *Arion*. Das Verdienst, die Kontinuität der Tetraden des Seesterneies und ihre Selbständigkeit gegenüber dem Nucleolus wieder ins rechte Licht gesetzt zu haben, gebührt hiermit Jordan und diese Zeilen stellen eine ledigliche Bestätigung seiner diesbezüglichen Angaben dar.

Jordan hat seine Studien am wachsenden Echinodermenei fortgesetzt und ist dabei zu einer Ansicht gelangt, die sich der Hartmannschen — für andre Formen — wieder völlig nähert (1910). Er glaubt, nachdem er mehrere Formen zum Vergleich herangezogen hatte, daß die Beziehungen zwischen Chromosom und Nucleolus innerhalb der systematisch so geschlossenen Gruppe der Echinodermen derart variieren, daß das eine Extrem (*Ophiocoma pumila*) völliges Getrenntbleiben beider Strukturen darstelle, das andre (*Echinaster crassispina*) die Hartmannsche Auffassung zulasse, daß aber *Asterias Forbesii* zwischen beiden in der Mitte stehe, indem doch eine gewisse Neigung, sich an die Oberfläche des Nucleolus zu heften und Substanz von ihm zu beziehen, vorhanden

sei. Damit wäre die Einheitlichkeit des Vorgangs wieder zerstört. Ich habe aber schon in einem Referat über diese Arbeit JORDANS die Ansicht ausgesprochen, daß JORDANS Belege hierfür zunächst keineswegs ausreichen. Scheint es mir und wohl auch andern von vornherein bedenklich, daß das wichtige Reifeteilungschromatin einmal de novo aus niedrig organisierten Nucleolen entstehen, ein andermal kontinuierlich sein soll, und daß in solchen prinzipiellen Dingen derartige Variationen bestehen können, so läßt sich auch an den JORDANschen Bildern von *Echinaster*-eiern Kritik üben. Sicher liegen die Verhältnisse nicht so wie bei *Asterias*, und es ist ein Verdienst JORDANS, uns durch Heranziehen andrer Formen auf die großen Schwankungen, die hier bestehen, aufmerksam gemacht zu haben. Diese beziehen sich aber lediglich auf die Erscheinungsform des Nucleolarapparats. *Echinaster* ist im Gegensatz zu den meist benutzten Echinodermeneiern dotterreich und damit geht offenbar eine intensivere Tätigkeit der Nucleolarsubstanz Hand in Hand. Der anfänglich *Asterias*-ähnliche Nucleolus wächst, lockert seine Struktur, so daß in ein bedeutend gewachsenes Substrat zahlreiche schwarze Kugeln eingebettet erscheinen. Diese lösen sich voneinander, erfüllen in Menge den ganzen Kern[1]), meist mit unregelmäßigen Umrissen, oft aber auch in kreuzähnlichen Figuren, indem vier von den Schollen verkleben. JORDAN hält diese für die späteren Chromosomen, obwohl er die wirklichen Tetraden vor dem Zerfall neben dem Nucleolus findet. und auch weiterhin zwischen den Nucleolarschollen Chromatinfäden abbildet. Dazu kommt, daß die Zahl der Pseudotetraden die bei Echinodermen gewöhnlich zu treffenden Grenzen bei weitem überschreitet.

Daß es sich hier um unmittelbare funktionelle Beziehungen zwischen Dotterreichtum und Nucleolen handelt, lehrt eine weitere, eben erschienene (1910) Mitteilung JORDANS an einer Echinastride, die ja alle so dotterreiche Eier besitzen, daß die ganze pelagische Entwicklungsweise in Wegfall kommt und die Embryonen an der oralen Seite der Mutter zwischen den Stacheln sich entwickeln. Auch hier, bei *Cribrella sanguineolenta* Lütken, wächst der primäre Nucleolus bedeutend und gibt eine Menge (über 100) sekundäre Nucleolen ab (hier nicht durch Fragmentation, sondern eine Art Secretion). Von diesen sollen die vorher nur in einer lininartigen Grundsubstanz vorhandenen Chromosomen ihre chromatische Substanz beziehen. Der Fall *Asterias Forbesii* und *Echinaster* wären also hier verquickt.

---

[1]) Ganz wie sich das bei *Gryllus* die Nucleolarsubstanz ersetzende Heterochromosom während des Eiwachstums verhält (BUCHNER 1909).

Wir müssen beim Studium dieser Verhältnisse die beiden Fragestellungen nicht verwirren: bleiben die Tetraden während der Wachstumsperiode als individuelle distinkt geformte Körper erhalten oder lösen sie sich im Kern vorübergehend auf? und: können Nucleolarsubstanzen Chromosomen neubilden? Daß bezüglich der ersten Frage alle Übergange vorhanden sind, haben mir eigne Beobachtungen bezeugt, indem ich bei *Sagitta* eine ideale Kontinuität der Tetraden kennen lernte (1910), bei *Troglophilus* (1910) einen teilweisen Zerfall, bei *Gryllus* (1909) einen vollständigen. Aber ich bin überzeugt, daß in letzterem Fall die Chromosomen sich aufs neue kondensieren, ohne Nucleolarsubstanzen aufzunehmen. Mag dies auch vielleicht gelegentlich vorkommen (obwohl ich auch bei Echinodermen Zweifel hege), die Möglichkeit eines Zellzustandes, in dem nur Nucleolarsubstanz und chromosomenleeres achromatisches Kerngerüst vorhanden ist, ist zum mindesten bis heute nicht erwiesen. Stets wird sich wohl eine Kontinuität der chromosomalen Struktur aufdecken lassen, wenn sie auch in manchen Fällen des Basichromatins vorübergehend nahezu entbehrt (Jörgensen für *Proteus*, 1910).

Ich halte damit natürlich auch alle übrigen Literaturstellen, die von einer nucleolaren Neubildung des Chromosomas sprechen, für anfechtbar. Die Angaben Goldschmidts (1902) über das Keimbläschen von *Polystomum* gehören hierher. Das Ei dieses Trematoden enthält nach seiner Darstellung einen einzigen Nucleolus und ein völlig achromatisches Kerngerüst, mit andern Worten, die Chromosomenkontinuität ist unterbrochen und die Tetraden der Reifeteilung müssen aus dem Nucleolus stammen. Es zerfällt auch tatsächlich der Nucleolus und mit ihm der Kern in eine Anzahl Karyomeren. Ich glaube, daß mit den neuen Gesichtspunkten, die wir seit der Zeit jener Untersuchung besitzen, untersucht, dieses cytologisch sehr spröde Objekt hier und bei der späteren Chromosomenbildung in der Furchung aus ebensolchen Nucleolen manche prinzipielle Modifikation bringen würde. Aus eigner Anschauung des Objekts kann ich versichern, daß das erwachsene Keimbläschen auch außer dem Nucleolus bei geeigneter Färbung chromatische Einlagerungen besitzt, die man anderswo ohne weiteres mit kondensierten Tetraden identifizieren dürfte.

Würden wir Goldschmidts Darstellung aber annehmen, so müßten wir uns zu einer ähnlichen Vorstellung für Trematoden bequemen, wie für die Echinodermen. Denn Goldschmidt selbst gibt für *Zoogonus* (1905) an, daß neben dem Nucleolus ein chromatisches Netz besteht, dem die Tetraden in erster Linie entstammen, und daß der Nucleolus nur in zweiter Linie durch Substanzabgabe sich an ihrem Aufbau beteiligt.

Auch Vejdovsky ist in seiner monographischen Studie über Reifung und Befruchtung schon 1907 zu der hier vorgetragenen Ansicht einer völligen Unabhängigkeit zwischen Chromosom und Nucleolen gelangt — immer vorausgesetzt, daß wirkliche Nucleolen vorliegen. Er hat auch bereits Blackmans Anschauung bez. der Myriopodenspermatocyten (die Chromosomen verschwinden in der enorm wachsenden Spermatocyte und werden aus Nucleolen neu gebildet) einer Kritik unterzogen, der ich beistimme: der Nucleolus[1]) entsteht bereits im Bukettstadium und existiert auch nach der definitiven Tetradenbildung noch. Damit soll das Verdienst Blackmanns, durch eine Reihe interessanter Studien uns auf eine Fülle höchst merkwürdiger Dinge in diesem aberranten Samenbildungstyp der Myriopoden aufmerksam gemacht zu haben, in keiner Weise geschmälert werden.

Es würde zu weit vom Thema entfernen, eine weitere Kritik der hierher gehörenden Literatur zu geben, die meist in recht aphoristischen Bemerkungen besteht, die nebenbei in Arbeiten mehr entwicklungsgeschichtlicher, morphologischer oder experimenteller Natur gemacht sind. Ich kann hier auch auf Jörgensens Kritik der Beziehungen zwischen Nucleolen und Chromosomen des Amphibienkernbläschens (1910) verweisen.

Anhangsweise möchte ich einer Struktur des abgelegten Eies Erwähnung tun, die uns auf unsern Bildern in der Folge immer wieder begegnen wird, ohne daß ich viel über sie aussagen kann. Der Kern der reifen Ovocyte liegt stets etwas exzentrisch. Dort wo er der Peripherie zunächst liegt, finden wir außen dieser aufsitzend eine mit E. H. tief schwarz sich färbende linsenförmige Kappe. Textfig. 1 und viele Tafelfiguren geben sie wieder (9, 14, 15, 16, 19, 20, 21, 22, 23, 32). Im Ovar konnte ich sie nicht auffinden, so daß ihre Entstehung unklar ist. Es bleiben nur zwei Möglichkeiten. Entweder stellt sie einen degenerierten Follikelkern dar, wie sie im Ovar stets in Mehrzahl dem Ei aufsitzen und eingelagert sind, oder es ist die Narbe, mit der das Ei früher an der Wandung des Eischlauchs angeheftet war. Gegen ersteres spricht, daß sonst im Ei keine solche Struktur sich findet, und daß die Lage eine ganz streng fixierte ist; stets liegt sie über der distalen Strahlung der ersten Richtungsspindel und in der Folge dem Polkörper auf, so daß sie nicht an dem Aufbau des Embryos Anteil nehmen kann.

---

[1]) Wenn es nicht überhaupt ein Heterochromosom ist, das infolge der eiähnlichen Entwicklung der Spermatocyten sich hier im Hoden ähnlich verhält, wie im Ovar von *Gryllus*!

Die Veränderungen des Eies im CO_2-gesättigten Seewasser.

Bringt man das *Asterias*-Ei, dessen Konstitution wir im vorstehenden Kapitel kurz beschrieben, auf dem Stadium seiner plasmatischen Reife in Seewasser, so erwacht alsbald die Tätigkeit des Centriols, die eingreifende Umwälzungen am Ovocytenkern zur Folge hat. Der Lage des Centralkörperchens haben wir schon gedacht, als wir von der Polarität des Seesterneies sprachen. Es liegt nicht im Rahmen dieser Untersuchung, zu entscheiden, ob zu dieser Zeit sich Details beobachten lassen, die für einen Ursprung des Centriols aus dem Kern sprechen. Es sei nur in Kürze erwähnt, daß, so weit ich gesehen, die Strahlenfigur zwischen Kern und der polaren Platte auftritt zu einer Zeit, in der die Membran des Kernes noch völlig unverletzt zu sein scheint. Die strenge Polarität zu dieser Zeit zeigt das Schema (Textfig. 1). Ich neige also mehr der Annahme zu, daß die erneute Tätigkeit des Centriols im Plasma erwacht, sicher an einer streng determinierten Stelle im Ei. Die erste Einwirkung auf den Kern besteht in Veränderungen an dem intakten Kernbläschen. Es buchtet sich an der dem Centriol zugewandten Seite mehr oder weniger ein, ein Prozeß, der unter offenbarer Einwirkung der neuen Strahlung sich zu ganz extremen Veränderungen an der Kernmembran steigert, die sich an der Strahlenseite in tief eindringende Falten legt. Eine ganze Anzahl solcher Trichter in allen Größen werden in die ursprüngliche Kugel gebohrt; es erweckt den Anschein, daß die Strahlen, die bis an den Grund dieser Trichter reichen, die Kernmembran vor sich herschieben. Bei dem normalen Ei ist dieser Zustand ein ganz vorübergehender, der sich auch deutlich am lebenden Objekt beobachten läßt, da die Falten der Membran stark lichtbrechend werden. Der nächste Schritt besteht in der Auflösung der Membran an der Strahlenseite, rasch schreitet der Pro-

Textfig. 1.



Schema der Polarität des Seesterneies vor Auflösung des Kernes. Die polare Platte bei x.

zeß an beiden Seiten vorrückend fort bis zur gegenüberliegenden Seite. Nun erscheint der Kern am lebenden Ei nur noch als ein dunklerer Fleck im Plasma, der ohne scharfe Kontur in dasselbe übergeht. Schnitte durch dieses Stadium, das in Zimmertemperatur in etwa 50 Minuten erreicht wird, zeigen, daß die Strahlung nun schon eine doppelte ist und daß die Tetraden im Begriff sind, sich zwischen sie einzuordnen. Die Lage der Mitose ist eine tangentiale zur Eiperipherie. Der Nucleolus, noch wohl erhalten, liegt an beliebiger Stelle in dem dunkleren, gröber strukturierten Kernplasma, besitzt aber eine besondere Vorliebe für die Lage in der Nähe der Spindel (Fig. 8).

Dieses ist der Zustand, in dem der weitaus größte Teil der Eier sich befand, als sie, um das Material für die vorliegende Darstellung zu liefern, in Kohlensäure-gesättigtes Seewasser übertragen wurden (Fig. 7, 8). Ein verschieden hoher Prozensatz aber unter den entleerten Eiern hat auch nach Ablauf einer Stunde und mehr noch ein wohlerhaltenes Kernbläschen. Das sind Eier, deren plasmatische Reife noch nicht den zur Erweckung des Centriols nötigen Grad erreicht hat. *Asterias* führt uns in dieser Form die Notwendigkeit einer solchen Trennung des Reifebegriffs, die natürlich allgemein ist, besonders drastisch vor. Wir können kurzweg von einer plasmatischen und chromatischen Reife des Eies reden und von ihnen sagen, daß die letztere durch die erstere bedingt ist. Eine äußerliche Unterscheidung der plasmatisch reifen und unreifen Eier ist bei ihrer Entleerung unmöglich. Größenbeziehungen, Dotterverhältnisse, Chromosomenausbildung scheinen die gleichen. Eine nachträgliche, verzögerte Reifung eines Teiles der Eier ist nichts Seltenes, stets aber bleibt ein Rest, der auch nach stundenlangem Liegen noch intakt ist. Steigern kann man natürlich deren Zahl, wenn man durch mehrfaches Zerschneiden der Drüse veranlaßt, daß Eier ins Wasser austreten, die normalerweise nicht ausgetreten wären. Gibt man dem Seewasser eine erhöhte Temperatur, so vollzieht sich die Reifung viel schneller, kühlt man es ab, so hemmt man den Prozeß.

Über die Schicksale der beiden unbefruchteten Eisorten, der mit Ovocytenkernen 1. Ordnung und der mit weiblichen Vorkernen hat Loeb schon berichtet (1902): »Über Eireifung, natürlichen Tod und Verlängerung des Lebens beim unbefruchteten Seesternei (*Asterias Forbesii*) und deren Bedeutung für die Theorie der Befruchtung« nennt sich die Untersuchung, die durch die Beobachtung angeregt wurde, daß die unreifen Eier tagelang am Leben bleiben, bis die Bakterien über sie Herr werden, während die reifen Eier nach wenigen Stunden dunkel werden, das Plasma an der Peripherie beginnt, stark sich zu vacuolisieren und unter solchen

Merkmalen der natürliche Tod um vieles früher eintritt. Kontrollversuche mit sterilem Seewasser haben dargetan, daß das rasche Absterben der letzteren nicht etwa die Folge einer geringeren Widerstandsfähigkeit gegen Bakterieninvasionen ist, sondern aus inneren natürlichen Ursachen heraus geschieht. Deutlich dokumentiert sich daher die Befruchtung als ein lebensrettender Faktor für das Ei.

Eine andre Möglichkeit, bis zu einem gewissen Grad das Leben des Eies ohne Sperma zu verlängern, ist natürlich nun auch die, daß man es nach dem Austritt an der chromatischen Reifung verhindert. Eine Möglichkeit hierzu drängt sich dem Experimentator in Bälde von selbst auf durch die Beobachtung, daß der Prozentsatz der reifenden Eier desto größer wird, je dünner die den Boden bedeckende Eischicht und je größer die Berührungsfläche des Seewassers mit der Luft ist. Stellt man einen Versuch an derart, daß in einer Röhre eine große Anzahl Eischichten übereinanderliegen, so können wir sicher sein, daß mit der Tiefe der Schichten die Zahl der unreifen Eier sehr rasch wächst. Der Sauerstoffreichtum des das Ei plötzlich umgebenden neuen Mediums ist also sicher einer der die Reifung bedingenden Faktoren. Auf etwas exakterem Wege gelangt man zu dem gleichen Resultat, wenn man durch Wasserstoff den Sauerstoff des Seewassers verdrängt.

Loebsche Experimente (1902) haben als einen weiteren Faktor die Anwesenheit freier Hydroxylionen sehr wahrscheinlich gemacht. In Lösungen ohne Hydroxylionen unterblieb die Reifung, auch wenn man die des Seewassers durch einen geringen Zusatz von Säure, der die Lebensfähigkeit keineswegs aufhebt, zum Verschwinden brachte. Mit diesen beiden Momenten ist aber sicherlich nur ein erster Schritt getan zur genauen Umschreibung der die plötzliche Auflösung des Kernes bedingenden Faktoren. Wenn wir uns fragen, welche Aktion des Eies damit beeinflußt wird, so ist es sicher die Tätigkeit des Centriols. Aber bei dem heutigen Stand der Kenntnisse in diesen Dingen ist auch das nur eine Phrase, mit der wir lediglich ein morphologisches Bild verknüpfen und wir wissen nicht, welche Reihe von Veränderungen das Ei schon erlitten hat, wenn wir diesen sichtbaren Erfolg des Austritts aus dem Ovar beobachten können. Immerhin muß das experimentelle Studium der Tätigkeit des Centriols und damit der Mitose hier den Ausgangspunkt bilden. Die Entwicklungsmechanik hat aber die parallele feinere cytologische Analyse ihrer Probleme — von den Vererbungsfragen abgesehen — bedenklich vernachlässigt und daher auch diese uns hier aufstoßende Frage, bei der der beschreibenden Cytologie ein Hauptanteil zufiele, liegen gelassen. Wie wichtig aber systematische Experimente über künstliches

Erlöschen der Strahlen und »Strahlenregeneration« insbesondere auch für das Verständnis der Wirkungsweise der Faktoren sein würden, die die künstliche Parthenogenese einleiten, wird dieser Abschnitt noch zeigen.

Wie schon erwähnt, wurde die CO_2-Methode DELAGES (1902) zu den Versuchen verwendet. Die Eier vom Stadium der Fig. 7 und 8 gelangten (50 Minuten nach Austritt aus dem Ovar) in mit reiner Kohlensäure gesättigtes Seewasser. Durch das Kochfläschchen, das sie enthielt, wurde, um eine Verringerung der Kohlensäure durch Abgabe an die Luft zu vermeiden, während der ganzen Dauer ihres Verbleibs stets aus einem KIPPschen Apparat gereinigte neue Kohlensäure geleitet. Nach einer Stunde wurden die Eier wieder in normales Seewasser übertragen. Nach $4^1/_2$ weiteren Stunden waren in den Kulturen die ersten Zweizellenstadien zu beobachten. Die Kontrollkultur, die von Anfang an in normalem Seewasser verblieb, zeigte normal abgereifte Eier, schon in den ersten Stadien des Zerfalls; Furchungserscheinungen traten nicht auf.

Wir stehen daher vor der wichtigen Frage, ob während dieses einstündigen unnatürlichen Zustandes in den Eiern sichtbare Veränderungen vorgegangen sind, die wir in einen kausalen Zusammenhang bringen können mit der später eintretenden parthenogenetischen Entwicklung, beziehungsweise den sie zunächst bedingenden abnormen Erscheinungen bei der vorangehenden Reife. Die offenkundige Folge des giftigen Mediums ist eine tiefgreifende Störung des Stoffwechsels, die verursacht, daß das Ei in einen untätigen Zustand verfällt. Alle Prozesse, die normalerweise in raschem Tempo auf ein Ei im Stadium Fig. 8 folgen würden, also Auflösung des Nucleolus, Einstellung der Tetraden in die Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung, Auflösung eines eventuellen Restes der Kernmembran, Verschwinden des dunklen Fleckes vom Kerngerüstwerk, die Wanderung der Spindel bis zu einer senkrechten Stellung zur Eiperipherie unterbleiben völlig oder werden ganz beträchtlich verlangsamt (Nucleolus). Die Übertragung des Eies in dem Augenblick, in dem normalerweise der dunkle verschwommene Kernrest unter den Augen des Beobachters verschwindet, gleicht in ihrer Wirkung der Fixierung einer Bewegung auf die photographische Platte. Der flüchtige Kernrest ist nach einer Stunde genau so erhalten wie zu Beginn des Experiments. Der einzige Zellbestandteil, der, wenn auch viel langsamer, sich im Sinne des normalen Vorgangs verändert, ist der Nucleolus. Ich gebe in den Textfig. 2—5 Nucleolenproben von verschiedenlang vergifteten Eiern. Im Moment des Übertragens zeigt der Nucleolus Größen und Formen, wie sie in Fig. 2 sich finden: große, unregelmäßig begrenzte, mehr oder

minder vacuolisierte Brocken, von denen gelegentliche Schrumpfungsbilder lehren, daß sie noch innige Verknüpfung mit dem Kerngerüst besitzen. Nach 20 Minuten haben sie an Volumen abgenommen, Vacuolen sind zwar immer noch da, scheinen aber zurückzutreten, der Umriß

Textfig. 2. Textfig. 3.

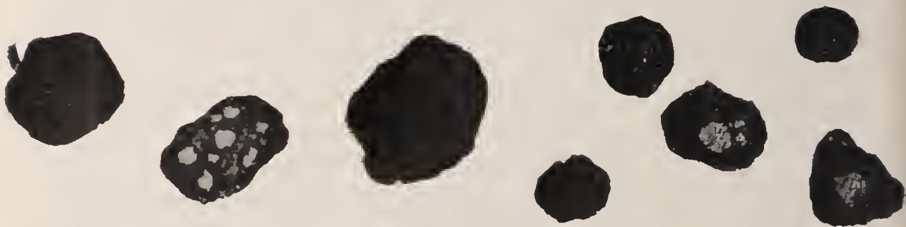


Fig. 2. Die Nucleolen des *Asterias*-Eies bei Übertragung in das Kohlensäurebad.
Fig. 3. Die Nucleolen darin nach 20′.

nähert sich im allgemeinen mehr dem Kreis (Fig. 3). Nach 40 Minuten ist eine weitere Reduktion des Volumens zu konstatieren und eine sehr weitgehende Annäherung an die Kugelgestalt (Fig. 4). Immerhin sind die Nucleolen oft noch nicht so vollkommen glatt, wie nach 55 Minuten; zu dieser Zeit finden sich auch Nucleoli von einer Kleinheit, wie sie nach 40 Minuten noch nicht zu treffen waren. Über das weitere Verhalten bei einer länger als eine Stunde ausgedehnten Behandlung kann ich nichts

Textfig. 4. Textfig. 5.



Die Nucleolen nach 40′. Die Nucleolen nach 55′.

angeben, es erscheint jedoch wahrscheinlich, daß der Auflösungsprozeß weiter fortschreitet und bei einer etwa $1^1/_2$- oder 2stündigen Vergiftung den Nucleolus verschwinden läßt. Allerdings habe ich noch augenblicklich keine Erfahrungen über die Grenzen der Vitalität des Eies unter solchen ungünstigen Bedingungen. Jedenfalls ist sicher, daß das CO_2-gesättigte Seewasser eine bedeutende Verlangsamung in der Resorption des Einucleolus im Plasma bedingt.

Viel schneller als der Nucleolus wird normalerweise das von der Kernmembran befreite Kerngerüst aufgelöst. Der Vergleich der CO_2-Eier zu verschiedenen Zeiten belehrt uns, daß bei ihnen diese Resorption des Linins völlig aufgehoben wird. Ein Vergleich zwischen Fig. 8 und Fig. 9 wird dies bestätigen.

In letzterer Figur fällt uns aber noch eine viel wichtigere Erscheinung in die Augen: die wohlausgebildete Strahlung, die schon um zwei Centren sich entfaltet hatte, wurde völlig rückgebildet. Es scheint, daß mit einem Erlöschen der zentrierenden Tätigkeit des Centriols, wie wir uns diese auch vorstellen mögen, unmittelbar ein Verschwinden der spezifischen Plasmastruktur verknüpft ist, denn die am wenigsten der CO_2 ausgesetzte Eiprobe, die ich besitze (nach 20 Minuten), zeigt so wenig mehr etwas von Strahlen wie die nach 1 Stunde entnommene. Wir können daraus entnehmen, daß das durch den Einfluß des Centriols modifizierte Wabenwerk des Plasmas in keiner Weise prinzipiell verändert wird, sondern mit dem Erlöschen desselben gewissermaßen wieder in seine alten Lagen zurückschnellen kann. Denn es finden sich auch nie Strukturen, die man als »degenerierende Sphärenplasmen« bezeichnen könnte.

Das ist eine Tatsache, die uns eigentlich schon jede normale Mitose lehrt, denn nach einer normalen Mitose bleibt ja auch keinerlei Restkörper der Centriolstrahlung übrig. Wo etwas derartiges behauptet würde — VEYDOVSKYS Anschauungen über degenerierende Sphärenplasmen dürften da ziemlich vereinzelt dastehen — lassen sich triftige Gründe genug dagegen anführen, wie ich schon mehrmals betont habe (vgl. besonders meine Anschauungen »Über die Beziehungen des Centriols zum Bukettstadium«, 1910, die gleich darauf durch die Untersuchung JÖRGENSENS (1910) an *Proteus*-Eiern eine feste Stütze gefunden haben). Erlöschen der Tätigkeit des Centriols bedingt Verschwinden des faserig differenzierten Plasmas normalerweise und im Experiment. Etwas andres ist es mit dem Bündel der die Tochterkerne verbindenden Fasern. Diese werden durch Einflüsse, die wir nicht mit Sicherheit bis jetzt definieren können, derart verändert, daß sie einen rundlichen »Spindelrestkörper« bilden, der bis zur nächsten Mitose überdauern kann. Es wäre von Interesse, zu prüfen, ob diese Resistenz, die vielleicht zum Teil auf mitochondrialen Einlagerungen beruht, sich auch bei dem Kohlensäureexperiment erwiese, und hierbei ein verschiedenes Verhalten der beiden Teile der Spindelfigur und ihrer Regeneration zum Vorschein käme.

Ich habe auch auf andern Stadien im Echinodermenei jene Lähmung des Centriols durch CO_2-gesättigtes Seewasser beobachtet, so an der Spermastrahlung bei eben befruchteten *Echinus*-Eiern. Die Folge eines ein-

ständigen Verweilens hierin war ein völliges Erlöschen des Teilungsorganells. In normales Seewasser gebracht, bildete schließlich das Sperma einen männlichen bläschenförmigen Vorkern, der allmählich die Größe des weiblichen erreichte, beide lagen, sich fast berührend, nebeneinander, ohne mehr die Fähigkeit zu verschmelzen, zu besitzen, bei der die membranlösende Funktion des Centriols normalerweise eine Rolle spielt, geschweige denn sich zu teilen. Da wir in der Zeitdauer und dem Grad der Vergiftung Faktoren besitzen, die uns gestatten, einen ganz beliebig starken Einfluß auf die Tätigkeit des Teilungsmechanismus auszuüben, glaube ich, daß diese Methode gestatten wird, eine Reihe nicht uninteressanter Fragestellungen in Angriff zu nehmen.

Ein weiterer Bestandteil, dessen Veränderungen wir bei der beginnenden parthenogenetischen Entwicklung zu studieren haben, und dessen Verhalten in der dieser vorausgehenden Depressionsperiode des Eies uns deshalb interessieren muß, sind die Chromosomen. Sie bleiben während der Zeit kompakt, alle die Teilungsfiguren, die sie schon eingegangen haben, also Hanteln und ähnliche Bilder, werden nicht nur nicht weitergeführt, sondern völlig rückgängig gemacht. Das Chromosoma rundet sich dabei hochgradig ab, was wohl auch auf jene Rückbildung aller Strukturbeschaffenheiten zurückzuführen sein mag, die auf eine unmittelbare Teilung abzielen (Fig. 9, 10). Die Äußerungen sind also prinzipiell die gleichen, wie beim Centriol. Sowohl der Teilungsmechanismus, als auch die zu teilenden Körper werden nicht nur auf dem Stadium gehemmt, auf dem sie betroffen werden, sondern alle jene normalerweise rasch wechselnden Strukturen der Aktivität werden rückgebildet.

Natürlich ist hier die Kohlensäure nur ein Mittel unter überaus vielen, wenn auch eines der bequemsten. Aus einer eben (1910) erschienenen Untersuchung von Hindle geht hervor, daß die allseitige Kernstrahlung, die bei *Strongylocentrotus*-Eiern nach vorangegangener Buttersäurebehandlung im normalen Seewasser auftritt, bei Übertragung in hypertonisches Seewasser schwindet; Zurückbringen in normales Wasser erweckt sie aufs neue. Nun wissen wir allerdings nichts Sicheres über den Zusammenhang der Mechanik der strahlenden Kerne und der Centriolstrahlung. Auf äußere Beobachtungen sich stützende Angaben, daß in diesem und jenem Agens »die Teilungen unterbleiben«, ohne daß man weiß, ob eben überall Ruhekerne sich finden, oder eventuelle Mitosen noch schnell durchgeführt werden können, oder degenerieren, gibt es physiologischerseits zahlreiche. Man weiß, daß hypertonische Lösungen, Hydroxylionen, lipoidlösliche Säuren, ferner Ester, Benzol, Alkohol die

Kern- und Zellteilung des befruchteten Eies völlig sistieren, also lauter Agenzien, die als Anstoß zur parthenogenetischen Entwicklung uns in den letzten Jahren bekannt geworden sind.

Für unsere späteren Betrachtungen viel wichtiger sind aber die Ergebnisse von O. und R. Hertwig, die auf das Jahr 1887 zurückgehen. Sie haben den Faktor der Kälte und die Vergiftung durch Chinin und Chloralhydrat an sich furchenden Seeigeleiern angewandt und dabei bereits völlig unsern Beobachtungen entsprechende Resultate bekommen. Ein Ei, das auf dem Äquatorialplattenstadium der ersten Furchung 2 Stunden 15 Minuten lang in einer Kältemischung von —2 Grad verblieb, verliert während dieser Zeit völlig seine Strahlenfigur. Nur zwei dotterfreie, helle Zonen bezeichnen die Stelle der ursprünglichen Radien. Die Chromosomen sind viel resistenter und erleiden zunächst nur ganz geringfügige Veränderungen. Bringt man die Eier in warmes Wasser zurück, so entsteht aufs neue die Strahlung und die Teilung schreitet fort. Den gleichen Effekt hat die Giftwirkung. Wichtig aber sind für uns die Veränderungen pathologischer Natur, die bei einer extrem langen Behandlung der Eier mit Kälte und bei einer nur wenig gesteigerten Giftwirkung zu konstatieren sind. Einmal bekommen die Chromosomen die Tendenz der Kernbildung, es entstehen Haufen von bläschenförmigen Karyomeriten, und dann, die weitere Teilung wird vielpolig, es treten drei- und vierpolige Mitosen in allen möglichen Kombinationen auf.

Denn nicht nur, daß wir im nächsten Kapitel die gleiche Strahlenregenerationen zu beschreiben haben, die beiden Faktoren der erhöhten Centriolenteilungsfähigkeit und die Tendenz der Karyomerenbildung werden dabei auch als Folge der Kohlensäurebehandlung auftreten und innig zusammenhängen mit den cytologischen Bedingungen der künstlichen Parthenogenese.

Die Veränderungen des Eies bei Übertragung in normales Seewasser.

Eine Probe von Eiern, die wir nach der Kohlensäurebehandlung in normales Seewasser überführt haben, zeigt nach einem 15 Minuten dauernden Verbleib in diesem bereits wesentliche Veränderungen. Das Kernreticulum ist bereits in hohem Grade resorbiert worden; trotzdem finden sich noch wenn auch kleiner und undeutlich gewordene Höfe davon. Die Unmöglichkeit, das Ei unmittelbar nach der Behandlung wieder in einen völlig normalen Zustand zurückzuversetzen und die Notwendigkeit durch wiederholtes Wasserwechseln erst einen normalen Gaswechsel zu beschleunigen, erklären zur Genüge, daß auch jetzt das Tempo dieses

Resorptionsprozesses noch nicht das Normale ist. Der schon in dem Kohlensäurebad klein gewordene Nucleolus ist verschwunden. In der Nähe der Chromosomen liegen regelmäßig mehr oder weniger beträchtliche Wolken feiner punktförmiger Granula. Ob diese letzte Zerfallsprodukte des Nucleolus sind. oder ob sie sich aus Resten oder Einlagerungen des Kernnetzes bilden, möchte ich nicht entscheiden. Jedenfalls stammen sie aus dem Kern, erhalten sich noch lange Zeit, man kann sie nach einer Viertelstunde so deutlich und zahlreich finden wie nach 2 Stunden (vgl. Fig. 11 mit Fig. 15). Auch nach 3 Stunden lassen sich in geringerer Zahl die Granula gelegentlich konstatieren (Fig. 17).

Erste Reifeteilung. Weitaus die wichtigste Veränderung aber in unsrer Probe ist die, daß der erneute Sauerstoffreichtum ein Wiedererwachen der Tätigkeit des Centriols ermöglicht hat. Wir finden Strahlenfiguren genau an der Stelle im Ei, an der sie durch die Vergiftung erloschen war in verschiedenen Graden der Stärke, stets nur in Ein- oder Zweizahl (Fig. 11, 12, 13). Auch unter den Tetraden, von denen wir gesagt haben, daß ihre Form eine Rückbildung und Abrundung erlitten hatte, tauchen wieder eine Reihe von Figuren auf, die typische Tetradenform und auch Hantelumrisse besitzen. Meist liegen diese Chromosomen, auch wenn sie schon Teilungsform haben, zuerst noch unregelmäßig in einem beträchtlichen Hof feinen Archoplasmas, das nach allen Seiten ausstrahlt. Das Endresultat ist eine erste Reifeteilungsmitose, die zunächst, wie im normalen Fall, tangential zur Eioberfläche und zu der des ehemaligen Kernes steht, in der Folge aber eine allmähliche Drehung durchmacht, bis sie senkrecht zur Oberfläche steht. Die distale Strahlung steht dabei stets genau an der im vorangehenden beschriebenen mit Eisenhämatoxylin tief geschwärzten Kappe (Fig. 14, 15). Es ist leicht festzustellen, daß die Chromosomenzahl die reduzierte, also für *Asterias glacialis* 18, ist.

Die Tetraden weichen auseinander, fast immer mit je einem Längsspalt, und die distalen gehen in den ersten Richtungskörper ein. Zunächst erhebt sich dieser überhaupt nicht über die Oberfläche des Eies, ja es entsteht keine eigentliche trennende Zellgrenze zwischen ihr und dem Ei. Nur die die Oberfläche des Eies begleitende Körnchenzone zieht an dieser Stelle innerhalb der Chromosomen des Richtungskörpers, ist also gezwungen, eine Einbuchtung zu machen. Später jedoch bildet sich gewöhnlich eine Zellgrenze aus und der Richtungskörper kann sogar, ganz abgeschnürt, dem Ei nur oberflächlich ansitzen (Fig. 28). Ich sage gewöhnlich. Denn hier begegnen wir zum erstenmal der außerordentlichen Variation, die sich als eine Folge der vorangegangenen abnormen Zustände

an allen Komponenten des Eies einstellt. Der Satz, daß extreme Bedingungen die Variationsbreite bedeutend erweitern, findet ja auf dem Gebiet experimenteller Zellen- und Entwicklungslehre Bestätigungen in Menge. Die Abschnürung des Richtungskörpers kann hier unterbleiben, dort auf einem gleichen Stadium des Eies längts vollzogen sein. Seine Chromosomen können hier kompakt geblieben sein, dort in einen einzigen Kern zusammengeflossen sein. Doch das führt uns schon auf weitere Variationen, die sich auf die Richtungsspindel selbst beziehen. Der oben bezeichnete Fall stellt nur den einen Modus dar. Nicht selten zeigt sich jedoch auch die Tendenz der Chromosomen, während der Anaphase Teilkerne zu bilden. Die Tendenz braucht nicht bei allen Chromosomen gleich stark zu sein. So zeigt Fig. 17 eine Anaphase, bei der in der Mitte bis jetzt nur ein kleiner Kern gebildet wurde, die übrigen längsgespaltenen Chromosomen aber noch in je eine Tochterplatte geordnet erscheinen[1]). Wie weit sich das aber steigern kann, mag der Vergleich mit Fig. 18 zeigen, einer ersten Reifeteilung, bei der alle Chromosomen völlig oder schon fast völlig zu Kernen aufgequollen und teilweise verschmolzen sind.

Neben Telophasen, die im Richtungskörper und im Ei kompakte Chromosomen besitzen (Fig. 19), kommen daher auch solche vor, die in und außerhalb des Eies je einen Haufen von Karyomeriten besitzen (Fig. 20). Ist schon normalerweise die Tendenz der Reifeteilungschromosomen, sich in Einzelkerne aufzulösen (im Gegensatz zum Samenkern), bei vielen Formen eine sehr große (besonders schön: Mead (1898) bei *Chaetopterus*), so kommt sie als Reaktion auf die mannigfachsten Schädigungen noch häufiger vor. Wir haben schon oben berichtet, daß O. und R. Hertwig sie gerade bei verschiedenartig desorientierten Echinodermeneiern beobachten konnten, auch in dem eben beschriebenen Fall ist diese Karyomeritenbildung bereits bei der ersten Reifeteilung als abnorm zu betrachten, in der Telophase der zweiten Reifeteilung kommt sie auch bei *Asterias* gelegentlich normalerweise vor. Zurückführen müssen wir dies natürlich unmittelbar auf nachteilige Veränderungen der Zellbestandteile bei der Kohlensäurebehandlung. Nicht ganz leicht zu entscheiden ist, ob auf solche im Chromosoma oder in der Tätigkeit des Centriols. Ich neige zu ersterem und stelle mir vor, daß von jenem anormalen Rückgängigmachen der Teilungsstruktur des Chromosoms eine Tendenz zum Ruhezustand oder ein Mangel an Kondensationsfähigkeiten geblieben ist.

[1]) Die rechts neben der Spindel liegenden schwarzen Brocken sind nicht etwa Reste eines ersten Richtungskörpers; solche finden sich in Begleitung der geschädigten Eioberfläche nicht selten an vielen Stellen der Eier in deren Nähe.

O. und R. Hertwig haben ja gefunden, daß bei intensiveren Schädigungen, als den von mir angewandten, das Chromosom sich sofort in einen Kern umbildet, bei meiner Versuchsanordnung aber kommt eben eine gesteigerte und verfrühte Neigung hierzu erst zum Vorschein, wenn der Entwicklungsrhythmus des Chromosoms auch normalerweise zur Kernbildung führen würde.

Auch dem Centriol hierbei eine gewisse Schuld beizulegen, liegt nicht ganz fern, denn seine membranlösenden Fähigkeiten stehen der Verschmelzung von Kernen vor; das häufige Auftreten von Teilkernen gerade bei der Eireife könnte vielleicht mit unter diesen Gesichtspunkt fallen, denn der Teilungsapparat der Reifeteilungen ist nicht selten ein stark reduzierter und dem dem Untergang geweihten Centriol eine Energie abzusprechen, die es normalerweise besitzt, läge nah. Aber ich weiß, daß man dem die Karyomeritenbildung bei der Furchung entgegen halten könnte, die von Teilungsorganellen geleitet werden, denen noch enorme Leistungen bevorstehen. Auch aus den weiteren Befunden unsrer parthenogenetischen Kultur lassen sich triftige Gegengründe entnehmen.

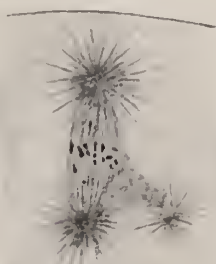
Gerade wenn wir an die Tatsache denken, daß die die Reifeteilung leitenden Centriolen normalerweise zugrunde gehen und an die großen Ansprüche, die an die Centriole einer ersten Furchungsspindel in der Folge gestellt werden, müssen wir im Gegenteil verlangen, daß die alten Teilungscentren des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies eine erneute Energie bekommen. Und das ist tatsächlich der Fall. Ohne daß wir uns das Wie des Vorgangs heute klar machen könnten, geht aus einer Reihe von Beobachtungen hervor, daß durch schädigende Einflüsse die Vermehrungsfähigkeit der Centriolen und damit der Strahlenfiguren bedeutend gesteigert wird. Von den Hertwigschen Experimenten haben wir jene Folgeerscheinung schon berichtet, für unsre parthenogenetische Kultur gilt das gleiche. Bei einer Anzahl von Eiern laufen die Teilungen des alten mütterlichen Centriols normal weiter bis in die Larvenstadien der Kultur; erst wenn die erneute Teilungsneigung über jenes normale Maß hinausgeht, können wir an jenem pathologischen Ausschlag uns vergewissern, daß diese Steigerung besteht. In den verschiedensten Stadien wird er uns begegnen, zum erstenmal jetzt bei der ersten Reifeteilung. Fälle wie in Textfig. 6 und 7, also eine sehr verfrühte Teilung des proximalen Centriols, die zu einem Triaster führt, sind nicht gerade selten.

Beide anormale Folgen, Neigung zu verfrühter und karyomeritischer Kernbildung und Vielpoligkeit hat auch Schiller und vorher zum Teil Häcker selbst bei der Behandlung von Eireifung und Furchung mit Aether bei Cyclopiden bekommen. Die Karyomeritenbildung in einen

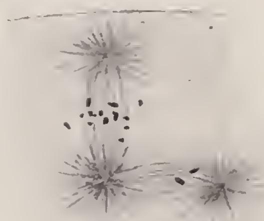
direkten kausalen Zusammenhang mit Vielpoligkeit zu bringen, wie dies Boveri (1907) möchte, halte ich nicht für richtig. Beides sind voneinander unabhängige Dinge, die nur fast immer sich beisammenfinden, weil sie beide Reaktionen auf alle möglichen Schädigungen der Zelle sind (auch auf rein mechanische, wie das Centrifugieren).

Zweite Reifeteilung. Normalerweise tritt die Teilung des proximalen Centriols erst nach Abtrennung des ersten Richtungskörpers durch die granulierte Randzone ein. Fig. 21 gibt dieses Zwischenstadium zwischer der ersten und zweiten Reifeteilung. Diese letztere liegt stets etwas schräg zur Oberfläche neben dem noch im Ei liegenden Richtungskörper. Daß die erste Teilung mit ihrer distalen Sphäre stets nach dem

Textfig. 6.



Textfig. 7.



Dreipolige erste Reifeteilungen.

linsenförmigen Körper orientiert ist, habe ich schon erwähnt, eine notwendige Folge ist, daß er nach Ablauf der Mitose dem Richtungskörper aufsitzt. Auf zahlreichen Abbildungen der Taf. XXXIII sind diese Verhältnisse wiedergegeben. Die zweite Reifeteilung erhält eine normale Äquatorialplatte mit der reduzierten Zahl der Chromosomen (18) (Fig. 22). Diese teilen sich und rücken in anfangs ziemlich geschlossenen Tochterplatten nach beiden Polen (Fig. 23). Wir können dann konstatieren, daß in der Mitose die doppelte Chromosomenzahl, also die Normalzahl, vorhanden ist. Zu dieser Zeit nun ist die Tendenz zur Karyomeritenbildung von großer Bedeutung, denn sie verhindert eine Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers.

Die Menge der Variationen ist auch jetzt eine die Untersuchung anfangs recht erschwerende und verwirrende. Einmal kann die zweite Reifeteilung auch, wie die erste, dreipolig werden (Fig. 32), oder durch

eine unvollkommene Trennung der beiden Tochtercentriole einen Übergang bilden zu solchen Triastern. Dann schwankt die Zahl der Karyomeriten ebenso bedeutend, wie die Zeit ihres Zusammenfließens in größere Kerne. Wir greifen das wichtige Resultat voraus, das sich beim Studium dieser Periode herausgestellt hat: die Karyomeritenbildung setzt ein, bevor die distalen Tochterchromosomen als 2. Richtungskörper abgeschnürt werden, die ganze Durchführung der Mitose wird gehemmt und in der Folge vereitelt. Auf die Teilung der 18 Chromosomen in 36, die Normalzahl, folgt schließlich eine Vereinigung dieser zu einem Kern. Der Weg variiert. Zwei Stufen in der Teilungsunterdrückung geben die Fig. 24 und 25 wieder; in der ersten noch Chromosomen vor der Bläschenbildung, aber auch bereits große Kerne, in der zweiten einen fortgeschrittenen Zustand, nur noch recht große Teilkerne. In beiden Fällen ist die Einordnung des Stadiums an diese Stelle gesichert durch das gleichzeitige Vorhandensein des ersten Richtungskörpers (bei Fig. 24 nicht im Schnitt, bei Fig. 25 in Form eines Kernes, was nicht selten vorkommt und ebenfalls auf jene erhöhte Kernteilungstendenz hinweist, die die Chromosomen unter dem schädigenden Einfluß bekommen haben; bei normaler Entwicklung kommt es nicht zu einer solchen Kernbildung). Der Einwurf einer Identität mit Stadien aus der Karyomeritenbildung der ersten Reifeteilung fällt damit fort.

Im schematischsten Fall vereint sich die Summe der Karyomeriten endlich zu zwei Kernen von gleicher Größe und Struktur, wie in Fig. 26. Der erste Richtungskörper hat gleichzeitig sein Chromosomenmaterial in zwei Tochterplatten geschieden. Daß die Strahlung auf diesem Bild nicht deutlich in die Erscheinung getreten ist, ist von sekundärer Natur. In der Regel ist sie zu erkennen. Die Regelmäßigkeit der beiden Kerne und ihr weiteres Verhalten machen es im höchsten Grade wahrscheinlich, daß der eine Kern alle Karyomeriten einer Tochterplatte aufgenommen hat, der andre die der andern. Beide Kerne wandern aufeinander zu, legen sich aneinander und verschmelzen endlich. Die doppelte Strahlung kann anfangs an verschiedenen Punkten der Kerne liegen, d. h. die Verbindungslinie beider entweder senkrecht (Fig. 29) oder parallel (Fig. 27) zur Berührungsfläche beider Kerne stehen. Nach der Vereinigung erhält der neue natürlich beträchtlich größere Kern des Eies eine nach den beiden Polen zu spitz ausgezogene Form, an jedem sitzt eine nun mächtig entwickelte Strahlung. Die ganze Figur ist in die Mitte des Eies gerückt. Die Kondensierung des Chromatins in dem Eikern, die in Fig. 30 angebahnt ist, schreitet fort — bei der Auflösung zur nächsten Mitose sind stets ungefähr 36 Chromosomen zu zählen, die sich in die Äquatorial-

platte einordnen und von der das ganze Ei nun beherrschenden Strahlung auf zwei Tochterzellen äquationell verteilt werden — die erste Furchungsteilung des rein mütterlichen Eies mit der Normalzahl der Chromosomen.

Günstiger für die Feststellung der Chromosomenzahl als diese Stadien sind gewöhnlich solche aus den Morulä. Wenn auch nicht durchweg die Zahl 36 sicher festzustellen ist, so lehrt doch schon ein Blick auf diese Mitosen und auf jene der ersten Reifeteilung, daß hier tatsächlich eine Verdoppelung eingetreten ist.

Daß dreipolige zweite Reifeteilungen nicht selten sich finden, haben wir schon erwähnt. Deren weiteres Schicksal läßt sich aus Fig. 33 und 34 ablesen. Auf das Stadium der Fig. 32 folgt zunächst eines, in dem die Chromosomen gespalten werden und nach den drei Polen zu rücken, dann tritt die Karyomeritenbildung ein, die Kerne füllen in allen Größen den Raum zwischen den drei Polen, um endlich auch hier zusammenzufließen in einen Kern, der dann dem von Fig. 30 entspricht, aber nicht zwei, sondern drei Strahlungen an seiner Membran sitzen hat. Daß solche Anomalien — es können gelegentlich auch vier Centriolen sein — unregelmäßige Furchungsstadien, das heißt eben aufs neue drei- und vierpolige Mitosen, im Gefolge haben müssen, ist selbstverständlich.

Eine Reihe von Versuchen mit verschieden langer und verschieden starker Kohlensäurebehandlung vermag natürlich ein Optimum für den normalen Verlauf der Parthenogenese festzustellen. Der manchmal wenig wissenschaftliche Ehrgeiz, möglichst 100% normale Larven zu bekommen, lag uns fern, für unsre Fragestellung war vielmehr die Kenntnis abnormer Ausschläge nur erwünscht. Das gilt auch von den in den Kulturen aufgetretenen Eiern, deren ganzes Plasma mit Strahlungen, entsprechend den Morganschen künstlich erzeugten Sphären, erfüllt war, und denen wir ein eignes Kapitel widmen möchten.

Die vielpoligen Eier.

Etwa 5 Stunden nach Übertragung der Seesterneier in normales Seewasser, also zu einer Zeit, wo in den Kulturen die ersten Furchungen auftreten, begegnen uns zwischen den normalen Eiern hin und wieder, schätzungsweise zu etwa 5%, Eier, deren Plasma mehr oder minder stark von Sphärenstrahlungen durchsetzt ist. Es sind dies die seit dem Jahre 1896 oft beobachteten »Cytaster« (Taf. XXXI). Morgan hat sie zum ersten Male künstlich hervorgerufen (1896), indem er befruchtete *Sphärechinus*-Eier in Seewasser übertrag, dem 1,5% Kochsalz zugesetzt waren. Die vielen kleinen Sonnen, die den normalen Astrosphären recht ähnlich sahen, vereinigen sich später zu einer großen centralen Sonne, die sich

aufs neue zersplittern soll in Teilcentren, die nun sogar Centrosomen besitzen. In normales Wasser zurückversetzt, verschwinden allmählich die Strahlen. Bei unbefruchteten Eiern ging die Strahlenbildung viel langsamer vor sich und führte zu nur schlecht entwickelten Figuren. Unreife Eier bilden überhaupt keine Strahlungen. Im Jahre 1899 kam Morgan auf diese Entdeckung nochmals zurück. Er konnte an *Arbacia* seine Erfahrungen bestätigen und erweitern. In den 1,5% NaCl oder 3,5% $MgCl_2$ enthaltenden Lösungen teilten sich die Kerne nicht, aber es treten »artifizielle Sphären« auf, die dem Transport der Chromosomen dienen können, wenn nach Übertragen in normales Seewasser parthenogenetische Teilungen einsetzen. Im Centrum der Sphären erscheinen Centrosomen, die den normalen völlig gleichen. Die Einwirkung auf unbefruchtete *Cerebratulus*-Eier erzeugte einmal im Plasma schön ausgebildete Sterne von vorübergehender Dauer; dann wurde die Reifeteilung gehemmt, ins Centrum des Eies zurückverlagert, die Polstrahlungen wachsen enorm und erzeugen in dem umschlossenen Sphärenplasma eine Anzahl sekundärer kleiner Strahlungen. Diese Bilder sind besonders interessant, weil sie analog sind Bildern, die jüngst Lams und vorher andre von den Beziehungen zwischen Polstrahlung und Teilung der Centriole für die nächste Mitose in einem riesig angeschwollenen Centrosom gegeben hat (*Arion*, 1910). Morgan steht völlig auf dem Standpunkt einer Entstehung der Strahlen de novo und einer funktionellen Homologie mit gewöhnlichen Teilungscentren.

Als dann das nächste Jahr (1900) reiches Beobachtungsmaterial nach der gleichen Richtung hin brachte, da schien fast allen die Lehre: jedes Centriol aus einem Centriol, in ihrer extremen Bovenischen Fassung nicht mehr haltbar. Wilson konnte wiederum schon zu einer Zeit, in der das Keimbläschen intakt war, Sphären erzeugen, die bei Auflösung des Kernes verschwinden, um später wieder aufzutreten. Er konnte aber weiterhin in weitem Umfange Entstehung der artifiziellen Sphären durch Teilung aus einer Ausgangssphäre beobachten, wobei jedesmal eine Teilung des Centriols vorausgeht, das sich in den artifiziellen Sphären ebenso findet, wie in den gewöhnlichen. Was aber für eine Neubildung der Strahlenfiguren am meisten sprach, waren die Angaben Wilsons, die dahin lauteten, daß die Strahlen auch in kernlosen Eifragmenten hervorzurufen seien.

Selbst Boveri hat sich angesichts dieser Zeugnisse der Ansicht Wilsons angeschlossen, obwohl er vorher lange die Entstehung der Strahlen lediglich auf Teilungen des Muttercentriols des Eies zurückführen zu dürfen glaubte. Stevens (1902), Wassilieff (1902) und andre trugen

weiteres Material im MORGAN-WILSONschen Sinne zusammen und nur eine einzige Stimme ließ sich noch dagegen vernehmen. PETRUNKEWITSCH (1904) wiederholte WILSONS Versuche bezüglich der kernlosen Fragmente und unterwarf diese und kernhaltige Eier der gleichen Prozedur. In letzterem Falle ließen sich konstant hohe Zahlen von Astrosphären erzeugen, Eier, die auf dem Querschnitt 30 und mehr Strahlen aufweisen, in den Bruchstücken entwickelten sich keine solchen Strahlungen: »Unter allen kernlosen Fragmenten, die ich genau auf dieselbe Weise behandelte, wie die kernhaltigen Eier, konnte ich kein einziges finden, das eine echte Strahlung mit Centrosomen besessen hätte. Nur centrosomenlose Strahlungen . . ., und selbst diese nur in seltenen Fällen und stets in geringer Zahl, wurden in kernlosen Eifragmenten gebildet« (S. 112). Diese »centrosomenlosen Strahlungen«, von denen hier PETRUNKEWITSCH spricht, sind ganz kleine Sternchen, deren wenige Strahlen nur aus den nach einem Punkt gezogenen Wänden eines einzigen Wabenkreises bestehen, also Dinge, von denen es überhaupt nicht sicher ist, ob wir sie mit Astrosphären vergleichen dürfen, und die der Verfasser selbst als eine ganz besondere Sorte von wirklichen Sphären trennt. Von diesen aber glaubt er, wie ursprünglich BOVERI, daß sie keinesfalls neu entstehen, sondern durch Teilungen zurückzuführen sind auf das Eicentriol. PETRUNKEWITSCH macht geltend, wie wenig wahrscheinlich es ist, daß durch so mannigfache Einwirkungen chemischer und mechanischer Natur, mit denen wir heute künstliche Entwicklung erzeugen, die Neubildung eines so spezifischen Organells bewirkt werde und wie viel ungezwungener die Vorstellung erscheinen muß, daß der Ausgangspunkt die Reizung eines vorhandenen, aber untätigen Organells, des Centriols, darstellt, die durch alle möglichen Anstöße erfolgen kann.

Die Beobachtungen, die ich selbst bei der künstlichen Polycentrie, wie ich die Erscheinung am liebsten benennen möchte, um der Erklärung de novo oder nicht zu entgehen, an *Asterias*-Eiern gemacht habe und die Auffassung, die ich von der Wirkung der entwicklungserregenden Agentien mir gebildet habe, stimmt mit der von PETRUNKEWITSCH überein. Ich habe schon wiederholt betont, daß eine Reizung des Centriols, oder vorsichtiger ausgedrückt, eine Reizung der Zelle, die sich in der Funktion des Centriols morphologisch äußert, die Folge mannigfacher Eingriffe in den normalen Gleichgewichtszustand des Eies ist und dadurch eine Kette von Teilungen hervorruft, ohne die die parthenogenetische Entwicklung nicht denkbar wäre. Daß diese Centriolteilungen nicht sekundäre Begleiterscheinungen sind, die durch die Desorientierung eines andern Zell-

teils bedingt sind, das beweisen die Anomalien, die so überaus häufig bei ihnen vorkommen und stets ein Plus ihrer Tätigkeit darstellen. Ein Experiment der künstlichen Parthenogenese gut anstellen, heißt den Reiz auf das Centriol so bemessen, daß ihm die Aktivität des Spermasters verliehen wird. Ich habe der Anomalien bei den beiden Reifeteilungen schon gedacht, die in die Bildung von Triastern gehören und erinnere an die beiden Textfiguren, die Reifeteilungen wiedergeben, bei denen das proximale Centriol ein Centriol abgespalten hat, das sich nicht oder fast nicht mit der Chromosomenteilung befaßt. Aus solchen Figuren entstehen dann Kerne mit voller Chromosomenzahl und drei und mehr anliegenden Strahlungen und statt bipolaren Furchungsteilungen vielpolige Mitosen. Zu dieser Zeit nun beginnen in meinen Kulturen Strahlen im Ei aufzutreten, die keine Chromosomen binden, aber deutlich in Beziehung zu den Astern der Centralmitose stehen. Niemand, der nicht voreingenommen ist, wird zweifeln, daß bei Fig. 35 die beiden Strahlen im Plasma ganz das gleiche sind, wie die des Triasters, und nach Kenntnis der vorausgegangenen Anomalien, daß die Strahlung, die noch Verbindungsfäden mit der einen Triasterstrahlung besitzt, sich von dieser abgespalten hat. Solche Centren aber sind nun der Ausgangspunkt für die vielstrahligen Eier. Die ganze diesbezügliche Literatur ist sich einig, daß diese Strahlen sich durch Teilung vermehren und so die großen Zahlen herbeiführen. Auch in meinen Präparaten finden sich überall zusammenhängende Strahlungen in allen Abständen voneinander, Wilsons eingehende Studien über die vorangehende Centriolenteilung machen eine weitere Debatte hierüber überflüssig. Ich selbst habe auf eine einwandfreie Darstellung von Centriolen verzichten müssen. Die feinen mit E. H. sich färbenden Granula schließen bei meiner Fixation (Pikrinessigsäure) eine sichere Definition des Centriols aus.

Eine völlige Parallele zum Verhalten der Strahlungen bei der Furchung besteht mit den Strahlungen bei künstlicher Polycentrie des Eies. Sie werden auf jeder weiteren Teilung kleiner. Die Abhängigkeit von dem immer kleineren Zellterritorium in ersterem Fall wird offenkundig ersetzt durch die Spannungsverhältnisse, die zwischen den freien Strahlen bestehen. Je weniger Plasma die Strahlung allein beherrschen kann, desto kleiner wird sie, ohne daß Zellgrenzen dabei eine prinzipielle Rolle spielen. Alle Übergänge von Bildern wie Fig. 35 über solche wie Fig. 36 führen zu dem Höhepunkt der Strahlenausbildung in Fig. 37. Wir zählen etwa 40 kleine Sonnen im Querschnitt des Eies! Diese Figur läßt auch erkennen, wie eine Differenz zwischen primärer Centralstrahlung und den neuen Strahlen überhaupt nicht mehr besteht. Die neuen

Strahlen haben — bei ihrer Entstehung ist dies selbstverständlich — die gleichen Eigenschaften der Chromosomenbindung und Teilung. So gehen sie auch auf späteren Stadien zum Teil in einzelne Blastomeren ein, sie können also sehr wohl auch der Zellbildung vorstehen (Fig. 38). Allerdings hat es auch den Anschein, daß ein Teil der Strahlen schwindet; jedenfalls geht die Regulation nie soweit, daß mehr als ein unregelmäßiger Morulahaufen mit sehr verschieden großen Blastomeren gebildet wird.

Die vielen Bilder, die über diesen Gegenstand in der Literatur niedergelegt wurden, sprechen meiner Ansicht nach in hohem Grade für eine solche Entstehung durch Teilung der normalen Sonnen. Man sehe sich die Figuren KOSTANECKIS von *Mactra*-Eiern an (Taf. II, Fig. 23—29), um sich hiervon an einem besonders klaren Fall zu überzeugen. Der Verfasser selbst schreibt zu diesen: »Auf welche Weise diese vielfachen Strahlungen entstanden sind, ob die in ihrem Mittelpunkte liegenden Centriolen aus der wiederholten Teilung der Centriolen hervorgegangen, oder de novo entstanden sind, läßt sich nicht entscheiden, wenn auch das erstere viel wahrscheinlicher ist.«

Was gegen unsre Ansicht anzuführen ist, sind die Beobachtungen, daß die Sonnen schon vor Auflösung des weiblichen Vorkerns entstehen können; aber wir können uns recht wohl eine Anregung zur Proliferation auch an dem ruhenden Centriol denken, das ohne dies in Bälde normalerweise dieses Schicksal erleidet. Was aber die meisten Skeptiker gegen die Entstehung de novo bekehrt hat, die Angaben WILSONS über Sonnen in kernlosen Eifragmenten, konnte von PETRUNKEWITSCH, wie wir sahen, nicht bestätigt werden; wenn damit auch WILSONS positiver Befund nicht aus der Welt geschafft wird, so müssen wir doch damit rechnen, daß hier vielleicht eine Fehlerquelle untergelaufen ist (Übersehen einer versprengten Strahlung oder ähnliches). Ich bin überzeugt, daß die Polycentrie des *Asterias*-Eies in unsern Experimenten nicht auf eine Neubildung zurückzuführen ist, daß das gleiche von allen Eiern gilt, bei denen Polycentrie im Anschluß an das erste Furchungsstadium auftritt. Von den Strahlen, die vorher entstehen und bei der Auflösung meist verschwinden, ist das bis jetzt morphologisch nicht zu stützen, erscheint mir aber wahrscheinlich. Zum mindesten ist die Neubildung von Centriolen keine gesicherte Tatsache, um als solche in Lehrbüchern vorgetragen zu werden (GURWITSCH).

Das Verhalten von Reifung und Chromosomenzahl bei künstlicher Parthenogenese nach unsrer sonstigen Kenntnis und die Beziehungen zur natürlichen Parthenogenese.

Wie eingangs erwähnt, haben wir bei einer vergleichenden Betrachtung über Chromosomenzahl und künstliche Parthenogenese zwei verschiedene Ausgangspunkte zu trennen: das unreife und das reife Ei. Alle Fälle, die für die letztere Bedingung heranzuziehen sind, ergeben das Resultat, daß das die halbe Chromosomenzahl besitzende künstlich parthenogenetisch sich entwickelnde Ei im Laufe seines ganzen weiteren Lebens die halbe Zahl beibehält. Eine Ansicht, wie die Delages, daß die Chromosomenzahl lediglich als eine von der Plasmakonstitution abhängige Funktion anzusehen ist und deshalb in parthenogenetischen Embryonen und bei Merogonie zur Normalzahl auf regulatorischem Wege gebracht wird, ist durch Boveri, Stevens und manchen andern wohl aus der Literatur geschafft worden. Erst vor ganz kurzer Zeit (1910) ist eine erneute Untersuchung über die cytologischen Vorgänge beim *Strongylocentrotus*-Ei erscheinen (Hindle), die Wilsons ältere Darstellung von 1901 und die von Petrunkewitsch[1]) (1904) vollauf bestätigt, daß der kleine weibliche Vorkern an einer Stelle seiner Peripherie nach Übertragung in normales Seewasser eine Strahlenfigur erhält, daß diese sich teilt und zu den Polen einer völlig normalen ersten Furchung wird. »The reduced number of chromosomes, 18, persists in the cells of the parthenogenetic larvae at least as far as the blastula and beyond this stage it is impossible to count them owing to the small size of the cells". Als morphologische Charakteristika treten dabei gelegentliche drei- und vielpolige Mitosen auf und die auch im vorstehenden beschriebenen Cytaster. Das erste Centriol, das infolge seiner erneuten Teilungsfähigkeit der ganzen folgenden Entwicklung vorzustehen vermag, entsteht kaum de novo, sondern es spricht alles dafür, daß wir es lediglich mit einem abnormen »Wiedererwecken« von Fähigkeiten durch unsre Agenzien zu tun haben, die normalerweise zu dieser Zeit erlöschen. Bei *Asterias*, wo wir nicht ein Ruhestadium, sondern eines mit tätigem Teilungsorganell beeinflußten, trat diese Erscheinung viel eindeutiger zutage. Über die Details des ganzen Vorgangs bei *Asterias* besaßen wir bis jetzt keine eingehende Analyse an Schnittmaterial.

---

[1]) Soweit nicht Vielpoligkeit und andre pathologische Dinge die Chromosomenzahl irritieren.

Wiederholt ist für *Asterias* angegeben worden, daß auch ohne chemische Agenzien einige Eier sich unbefruchtet entwickeln könnten. O. Hertwig hat schon 1890 diese Beobachtung an *Asterias* und Astropecten gemacht und dabei das Verhalten der Richtungskörperbildung studiert. Er hat dabei bereits ganz richtig festgestellt, daß nur ein Richtungskörper abgeschnürt wird, und hat hier und da sogar eine zweite Spindel unter dem Richtungskörper konstatiert. Die Übereinstimmung mit unsern Resultaten geht aber noch viel weiter. Er fand teils Stadien mit zwei Kernbläschen, eines an der Peripherie, eines mehr nach dem Centrum, mit je einer Strahlung, teils Bilder mit Karyomeriten und zwei Strahlungen. Er fand weiter, daß diese in das Centrum des Eies rücken, daß hier Verschmelzungsfiguren vorkommen und daß dann im Centrum ein Kern mit zwei Spindeln liegt, der sich alsbald zur ersten Furchungsteilung anschickt. Alles dies stimmt vollkommen mit unsern Befunden überein, die an Eiern gemacht wurden, die künstlich zur Entwicklung angeregt wurden. Diese Zeilen stellen somit lediglich eine völlige Bestätigung der von O. Hertwig vor 20 Jahren an Totalpräparaten gemachten Entdeckungen dar. Die lange Zeit, die seit diesen Beobachtungen verflossen ist, und die Skepsis, die man gegen »alte« Angaben in der Literatur in solchen Dingen zu üben pflegt, mögen neben den beigebrachten neuen Details die erneute eingehende Darstellung rechtfertigen; des weiteren auch die prinzipiellen Differenzen, die zwischen O. Hertwigs Angaben und der Auffassung Delages in dieser Sache bisher bestanden haben.

Delage sah nämlich wohl die Abstoßung eines Richtungskörpers, stellte sich aber vor, daß die zweite Reifeteilung einfach übersprungen wird und zur ersten Furchungsteilung wird. «C'est, en effet, au moment où les œufs sont en voie de division pour l'expulsion des globules polaires que je les place dans le réactif, et là, la division s'arrête. par suite d'une action non excitante, accélératrice, mais au contraire, inhibitrice, stupéfiante: il y a suspension de l'activité caryocinétique. Puis, quand l'œuf est remplacé dans l'eau naturelle, CO^2, qui n'a produit aucune altération profonde, s'élimine rapidement et l'œuf reprend son activité. Il avait commencé à se diviser, il continue à le faire; mais comme il n'est plus dans l'état très spécial et très précis qui est la condition des divisions maturatives et de l'expulsion des globules polaires, il fait une division ordinaire; au lieu d'achever une division très inégale qui fournirait un globule polaire, il fait une division égale suivie de toute une série qui se poursuit et constitue la segmentation.» Unsre eingehendere Untersuchung muß hier vieles modifizieren. Daß eine Teilungshemmung durch die

Kohlensäure herbeigeführt wird, konnte DELAGE nicht entgehen. Zur weiteren Analyse aber wäre ein Studium an Schnittmaterial nötig gewesen, um zu erkennen, daß die CO_2-Behandlung nicht keinerlei tiefere Beeinflussung mit sich bringt, sondern im Gegenteil tiefgreifend einwirkt auf die zur parthenogenetischen Furchung wichtigsten Bestandteile des Eies, daß eine zweite Reifeteilung zustande kommt und bis zur Cromosomenteilung gedeiht, um erst dann rückgebildet zu werden und eine erneute Verschmelzung herbeizuführen. So wird hier — in der normalsten Reihe, bei der die Karyomeritenbildung und Polycentrie unterbleibt — vielmehr wörtlich verwirklicht, was BOVERI 1887 (Zellstudien I. S. 73) bezüglich der natürlichen Parthenogenese vermutete, angeregt durch abnorme *Ascaris*-Reifung, bei der die zweite Reifeteilung unterdrückt wird, wenn er schreibt: »auch bei den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern werden zwei aufeinanderfolgende Teilungen eingeleitet, aber nur die eine kommt wirklich zustande, die andre dagegen, und zwar wohl sicher die zweite, beschränkt sich im wesentlichen auf die Teilung der chromatischen Elemente, welche Rückbildung mehr oder weniger weit ausgebildet sein kann. Vielleicht entsteht, wenigstens in manchen Fällen, noch eine zweite Richtungsspindel mit Tochterplatten, die dann in den Ruhezustand zurückkehrt«. »Die Parthenogenese beruht auf einer Befruchtung durch den zweiten Richtungskörper.« Für die natürliche Parthenogenese gilt diese Fassung heute nicht mehr in dieser Weise; aber für die künstliche, von deren Möglichkeiten zu der Zeit, als diese Sätze geschrieben wurden, sich niemand träumen ließ, können wir sie nach unsrer Bestätigung O. HERTWIGS wörtlich annehmen.

Aber doch auch hier mit einer Einschränkung. MEAD und MORGAN haben für *Chaetopterus* angegeben, daß hier bei Anwendung von Salzlösungen beide Richtungskörper ausgestoßen werden und der restierende Kern sich darauf zu teilen vermag und KOSTANECKIS *Mactra*-Untersuchung hat diese Möglichkeit zur Gewißheit erhoben. Wir haben bei diesen Vorgängen eben nicht nur mit einer großen Variabilität der Erscheinungen innerhalb des gleichen Experiments und weiterhin bei qualitativ und quantitativ verschiedenen Beeinflussungen zu rechnen, sondern auch das Prinzipielle des Vorgangs vermag in mannigfacher Weise modifiziert zu werden. Es gelang nämlich KOSTANECKI bei einer gewissen Zeitdauer der Einwirkung seiner Salzlösung, bei den Molluskeneiern die Abschnürung zweier Richtungskörper zu erreichen. Das Ei furcht sich dann aber nicht ohne weiteres mit der halben Zahl, so daß der Fall mit *Echinus* und *Strongylocentrotus* identisch wäre, sondern der weibliche Vorkern rückt nach dem Centrum, bildet hier unter teilweiser Beibehaltung der

Kernmembran eine merkwürdige Spindel, die an Protozoenmitosen erinnern kann. Die Strahlung der Reifeteilung ist — wie normalerweise — verschwunden, so daß KOSTANECKI hierin eine Bestätigung der BOVERIschen Auffassung sehen muß, die Mitose entbehrt der Polstrahlungen. Ihr Resultat sind zwei Kerne, die wieder miteinander verschmelzen können oder getrennt bleiben. Die erste Furchung, die auf die Verschmelzung folgt, zeigt die beiden Chromosomenhaufen noch distinkt, wie oft die ♂ und ♀ Chromosomen nach der echten Befruchtung.

Das ist ein Modus der Wiederherstellung der Normalzahl, der von dem bei *Asterias* natürlich prinzipiell abweicht und sich vielmehr von dem theoretisch zu Erwartenden und leicht Vorstellbaren entfernt. An seiner Richtigkeit ist bei der Genauigkeit, mit der KOSTANECKI untersuchte, nicht zu zweifeln, aber der Fall ist ein von dem natürlichen recht entfernter und von einer rätselhaften regulativen »Zweckmäßigkeit«. Der Verfasser kommt deshalb auch zu dem Schlusse, daß die künstliche Entwicklung einleitenden cytologischen Vorgänge Dinge sui generis seien, die je den einzelnen Formen eigen sind, aber keinerlei Beziehungen zu den Erscheinungen bei normaler Parthenogenese aufweisen.

Dem kann ich nicht beistimmen. Die Ansicht, daß jeder Organismus in jeder seiner Zellen zwei homologe Sortimente von Chromosomen besitze, die je väterlicher oder mütterlicher Herkunft sind, ist in den letzten Jahren so mannigfach auf den verschiedensten Gebieten gestützt worden, daß sie allmählich keine Hypothese mehr genannt werden kann. Wenn ich früher (1909) mich etwas skeptisch hierzu geäußert hatte, so kann ich dies nicht mehr aufrecht halten. Dann ist aber die Existenzmöglichkeit eines Organismus mit der halben Chromosomenzahl von vornherein gegeben, denn er bedarf nur eines Sortiments, um alle Funktionen der Entwicklung und des vegetativen Lebens zu besitzen. Daher die Entwicklungsmöglichkeit des Eies nach stattgehabter Reifung oder des befruchteten, vorher kernlosen Eifragments, ohne eine notwendige Regulation in der Zahl. Zu dieser Form der künstlichen Parthenogenese bietet die natürliche eine Menge Parallelen.

Bei Ameisen, Bienen, Wespen, also bei allen fakultativ parthenogenetischen Eiern haben wir ganz analoge Fälle zum parthenogenetisch sich entwickelnden Seeigelei. In beiden Fällen werden zwei Richtungskörper abgeschnürt, die Chromosomenzahl reduziert und das sich entwickelnde Tier besitzt zeitlebens nur die halbe Normalzahl. Daraus ist gleichzeitig ersichtlich, daß von dieser Seite her keinerlei Bedenken bezüglich der Lebensfähigkeit des parthenogenetischen Keimes sich erheben können. Es gehört zu den glänzendsten Bestätigungen unsrer cellulären

Vorstellungen, daß in diesen Fällen dann in der Spermatogenese, denn es entwickeln sich ja nur Männchen aus den unbefruchteten Eiern, die weitere Reduktion auf $\frac{n}{4}$ unterbleibt. Dadurch gewinnt die Angabe Delages, daß er bisher bei den metamorphosierten parthenogenetischen Seeigeln bei einem mit Sicherheit, bei dem andern wahrscheinlich das männliche Geschlecht konstatieren konnte. Es ist keineswegs ausgeschlossen, daß, wenn wir einmal Material zu einer Spermatogenese dieser Tiere in Händen haben, sich hier ebenfalls die Unterdrückung einer der beiden Reifeteilungen wird konstatieren können.

Auch der Modus bei *Asterias* gehört nicht lediglich in das Gebiet der experimentellen Cytologie; denn auch hierzu findet sich eine völlige Parallele in der Literatur der normalen Parthenogenese. Brauer hat für *Artemia* beschrieben, daß die Reifung der parthenogenetischen Eier auf zweierlei Weise vor sich gehe. Gewöhnlich kommt nur eine Reifeteilung vor, hin und wieder aber trifft man auf Eier, die hierzu nicht passen und die sich so in eine Reihe einordnen lassen, daß beide Richtungsteilungen ausgeführt werden, der distale Kern der zweiten Mitose aber nicht abgeschnürt wird, sondern aufs neue an den weiblichen Pronucleus herantritt und mit diesem verschmilzt, so daß diese Eisorte die Normalzahl (168) enthält. Petrunkewitsch hat dann 1901 daran zweifeln zu müssen geglaubt, ich meine, mit wenig Recht. Daraus, daß er die zweite Möglichkeit nicht beobachten konnte, kann er nicht ohne weiteres die Existenz der Erscheinung bestreiten und der Einwand des Pathologischen ist hier ein etwas vager. *Artemia* befindet sich bezüglich seiner Geschlechtsverhältnisse, der Chromosomenzahl usw. in einem Stadium so starker lokaler Variation, daß wir schon deshalb auch hier auf weniger ausgefahrene Geleise gefaßt sein dürfen. Zudem glaube ich, daß unsre erneute Bestätigung eines solchen Modus der Wiederherstellung der Chromosomenzahl im Experiment auch den Brauerschen Angaben wieder mehr Festigkeit gegeben hat. Also auch hier keine prinzipielle Differenz zwischen den Erscheinungen auf beiden Gebieten.

Brauers Untersuchung interessiert uns hier auch noch in andrer Hinsicht sehr. Die Polycentrie bei Parthenogenese scheint den Forschern eine nur dem Experiment zu dankende Erscheinung. Aber auch hier verknüpfen Brauers Befunde über die Abnormitäten in seinen Kulturen. Er hat Eier gefunden, die ohne chemisch beeinflußt zu sein, eine erhöhte Sphärenzahl besaßen, beispielsweise einen Triaster und zwei hiervon völlig isolierte chromosomenlose Sphären. Weiterhin hat er Figuren erhalten, die solchen entsprechen, die Kostanecki bei *Mactra* in einer

zweiten Publikation eingehend und in gesteigertem Maße beschrieben hat, bei denen zwischen eine ganze Gruppe von Strahlungen die Chromosomen sich in regelmäßigen Reihen einordnen, so daß sie fast kittleistenähnliche schematische Bilder hervorrufen. Von einer Neubildung der Strahlen zu reden, fällt bei *Artemia* natürlich niemandem ein. Aber nicht nur, daß wir aus solchen Beobachtungen einen Grund gegen die de novo-Hypothese entnehmen können, sie lehren uns, daß solche Erscheinungen mit dem Wesen der Parthenogenese überhaupt in enger Beziehung stehen müssen, das heißt, daß künstliche wie natürliche Parthenogenese eine Konstitution des Teilungsmechanismus mit sich bringt oder vielleicht sogar voraussetzt, die zu solchen Abnormitäten neigt. Bei der künstlichen kennen wir die Fälle von Möglichkeiten, die diese Konstitution im Gefolge haben, bei der natürlichen wissen wir bis jetzt hierüber überaus wenig.

Die künstliche Polycentrie der Zelle hat aber nicht nur in solchen abnormen Erscheinungen eine Parallele, die man immer als auf ein unfreiwillig in dem Kulturglas angestelltes Experiment zurückzuführen betrachten kann, sondern ihr steht eine normale Polycentrie der Geschlechtszelle, der Riezenzellen usw. gegenüber. Ich erwähne hier nur den einen Fall, den wir Meves' schöner *Paludina*-Untersuchung verdanken. Bei der Entwicklung der oligopyrenen Spermien zerfällt ein Centriol in eine große Anzahl von Tochtercentriolen, die in der Folge an die Peripherie der Spermatocyte wandern und jedes für sich eine Strahlenfigur bilden. Parallel geht eine hochgradige Karyomeritenbildung des Kernes, wodurch weiter die Ähnlichkeit mit Eiern vor der parthenogenetischen Entwicklung vergrößert wird. Wir wissen nichts über die Faktoren, die den Anstoß zur Entstehung oligo- und apyrener Spermien geben, aber wir können die Vorgänge, die wir nun kennen, im Auge behalten und doch vielleicht daraus einen Wink entnehmen bezüglich der physiologischen Grundlagen der merkwürdigen Erscheinung.

Auch der Brauersche Normalfall für *Artemia* findet sein Komplement unter den künstlich erzeugten. Für gewöhnlich rückt nämlich der centrale Kern der ersten Reifeteilung in das Centrum, ohne vorher eine zweite Teilung durchzumachen. Die Eier besitzen dann in den Blastomeren lediglich die halbe Chromosomenzahl. Kostanecki hat nun das gleiche bei einem bestimmten Grad der Einwirkung der Salzlösungen an *Mactra* beobachten können. Auch hier wird die zweite Reifeteilung gelegentlich zur ersten Furchungsteilung.

Es bleibt uns noch die Frage, ob zu dem weiteren Kostaneckischen *Mactra*-Typ der Regulation eine Parallele zu finden ist. Für zwei Tiere (*Nematodus* und *Rhodites*) ist eine normale parthenogenetische Entwick-

lung beschrieben worden, der die Bildung zweier Richtungskörper vorausgeht, ohne daß eine Reduktion der Zahl eintritt (Doncaster 1907, Schleip 1910). Diese lassen sich aber nicht vergleichen, denn hier geht die Normalzahl der Chromosomen in die erste Reifeteilung ein, eine Scheinreduktion durch Konjugation muß also vorher unterblieben sein, obwohl im Keimbläschen typische Tetradenfiguren liegen(!), beide Reifeteilungen sind als Äquationsteilungen aufzufassen, während sie bei *Mactra* reduzieren und dann die Wiederherstellung von n durch eine rückgängig gemachte erste Furchungsteilung erreicht wird. Hierfür kenne ich keinen Analogiefall. Dafür lehren uns jene beiden Untersuchungen eine weitere Parallele mit Erscheinungen bei der künstlichen Parthenogenese. Es ist bei *Nematodus* wie bei *Rhodites* zu beobachten, daß das Ei nicht mehr die Fähigkeit besitzt, die Richtungskörperchromosomen als kleine Zellen von sich abzuschnüren; sie bleiben im Eiplasma ohne Zellgrenzen liegen; dieses Vorkommen ist auch sonst verbreitet. Kahle hat sie bei der Pädogenese der Cecidomyiden (1908) beschrieben, Silvestri bei einer Reihe parasitischer Hymenopteren (1906, 1908). Es ist das ein Schritt weg von dem abortiven Normalverhalten, der sich soweit steigern kann, daß die Richtungskörperchromosomen (Silvestri) einen mehr als die Hälfte des Eivolumens betragenden Plasmaabschnitt mitbekommen, und in diesem normale Kerne bilden, die sich noch sehr oft teilen. In gleicher Richtung entfernen sich die Richtungskörper der künstlichen Parthenogenese von der Norm. Bei der gewöhnlichen ersten Reifeteilung von *Asterias* liegen in der Anaphase die eine Hälfte der Spindel und die distalen Chromosomen bereits in einem nahezu abgeschnürten Bläschen, das über die Eioberfläche ragt und unmittelbar darauf abgeschnürt wird, ohne daß ein Kern sich zu bilden pflegt. In den parthenogenetischen Kulturen ist dies Vermögen geschwunden. Es wölbt sich das Plasma nicht vor, der Richtungskörper liegt im Ei, oft lange der Abgrenzung durch eine Zellgrenze entbehrend (Fig. 19, 20) und kann einen schönen Kern rekonstruieren (Fig. 25).

Hier wie dort also die Begleiterscheinung der Parthenogenese, daß die Reifeteilung in geringerem Grade den Stempel des Abortiven trägt. Ich bin aus all diesen Gründen der Ansicht, daß wir, auch wenn wir bei künstlicher Parthenogenese cytologische Beobachtungen machen, die, wie die Kostaneckis (auch die, daß eine Teilung ohne Austritt auch nur eines Richtungskörpers möglich ist, gehört hierher) keinen unmittelbaren Vergleich mit der physiologischen Parthenogenese gestatten, deshalb doch beide Gebiete unbedingt unter einem Gesichtspunkt betrachten müssen. Wenn Kostanecki dem damit entgegentritt, daß

auf dem experimentellen Gebiet die Konzentration der Lösung und die Dauer der Einwirkung erhebliche Modifikationen betreffs der Reifungsverhältnisse im Gefolge hat, so ist dies kein Gegengrund, denn auch bei der physiologischen Parthenogenese bestehen Variationen ebenso prinzipieller Art (BRAUER), kehren fast alle Modi des Chromosomenverhaltens wieder und finden sich gelegentlich die gleichen Erscheinungen der Unfähigkeit, die Richtungskörper abzugrenzen, der Polycentrie und damit verwandter Abnormitäten; Erscheinungen, die uns dahin führen, auf beiden Gebieten die gleichen physiologischen Vorgänge und damit wohl auch letzten Ursachen zu postulieren.

Literaturverzeichnis.

BLACKMANN, M. W. The spermatogenesis of the Myriapods. Eine Reihe von Publikationen. 1901—1910.

BÖHMIG. Beiträge zur Anatomie und Histologie der Nemertinen. Z. f. w. Z. Bd. LXVI. 1898.

BOVERI, TH. Zellstudien I. Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides. Jena 1887.

—— Zellstudien VI.

BRAUER, A. Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Arch. mikr. Anat. Bd. XLIII. 1894.

BUCHNER, P. Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren; zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion. Arch. f. Zellf. Bd. III. 1909.

—— Von den Beziehungen zwischen Centriol und Bukettstadium. Arch. f. Zellf. Bd. V. 1910.

—— Zur Bedeutung der Heterochromosomen (mit einer Erwiderung an S. GUTHERZ). Arch. f. Zellf. Bd. V. 1910.

—— Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten in Reifung, Befruchtung, Keimbahn, Spermatogenese und Ovogenese. Festschrift R. HERTWIG. Jena 1910.

CONKLIN, E. G. The Embryology of Crepidula. Journ. Morph. Vol. XIII. 1897.

DELAGE, YVES. Etudes expérimentales sur la maturation cytoplasmatique chez les Echinodermes. Arch. zool. expér. 3. Série. Tom. IX. 1901.

—— Nouvelles recherches sur la parthénogénèse expérimentale chez Asterias glacialis. Ibidem. 3. Série. Tom. X. 1902.

—— L'acide carbonique comme agent de choix de la parthénogénèse expérimentale chez les Astéries. C. R. Ac. Sc. 1902.

—— La parthénogénèse par l'acide carbonique, obtenue chez les œufs après l'émission des globules polaires. Compt. rend. Ac. Sc. I. 137. 1903.

DONCASTER, L. On the Maturation of the Unfertilized Egg and the Fate of the Polar Bodies in the Tenthredinidae. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLIX. 1906.

GARDINER. The growth of the ovum, formation of the polar bodies and the fertilization in Polychoerus caudatus. Journ. Morph. Vol. XV. 1899.

Goldschmidt, Rich. Untersuchungen über Eireifung, Befruchtung und Zellteilung von Polystomum integerrimum. Z. f. w. Z. Bd. LXXI. 1902.

Gurwitsch. Morphologie und Biologie der Zelle. Jena.

Günther, Konr. Über den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. XIX. 1904.

Hartmann. Studien am tierischen Ei. I. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. XV. 1902.

Hertwig, O. Experimentelle Studien am tierischen Ei, vor, während und nach der Befruchtung. Jen. Zeitschr. Bd. XVII. 1890.

Hertwig, O. u. R. Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agenzien. Jen. Zeitschr. Bd. XX. 1887.

Hertwig, R. Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium. Abh. bayer. Akad. Wiss. Bd. XXXII. 1902.

Hindle, Ed. A cytological Study of Artificial Parthenogenesis in Strongylocentrotus purpuratus. Arch. Entw.-Mech. Bd. XXXI. 1910.

Jordan, H. E. On the Relation between Nucleolus and Chromosomes in the Maturing Oocyte of Asterias Forbesii. Anat. Anz. Bd. XXXI. 1907.

—— The relation of the nucleolus to the chromosomes in the primary oocyte of Asterias Forbesii. Public. Carneg. Inst. CII. 1908.

—— The germinal spot in Echinoderm eggs. Ibid.

Jörgensen, M. Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockeies von Proteus anguineus. Festschrift für R. Hertwig. 1910.

Kahle, K. Die Pädogenese der Cecidomyiden. Zoologica. 1908.

Kostanecki, K. Cytologische Studien an künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Mactra Arch. mikr. Anat. Bd. LXIV. 1904.

Lams, Hon. Recherches sur l'œuf d'Arion empiricorum. Mém. Acad. roy. Belg. 41. 2. sér. Tom. II. 1910.

Lillie, F. R. Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in Chaetopterus. Journ. Exp. Zool. Vol. III. 1906.

Loeb, J. Über Eireifung, natürlichen Tod und Verlängerung des Lebens beim unbefruchteten Seesternei (Asterias Forbesii) und deren Bedeutung für die Theorie der Befruchtung. Arch. Ges. Phys. Bd. XCIII. 1902.

Morgan, T. H. The Production of Artificial Astrosphaeres. Arch. Entwickl. mech. Bd. III. 1896.

—— The Action of Salt-Solutions on the Unfertilized and Fertilized Eggs of Arbacia and of other Animals. Ibidem. Bd. VIII. 1899.

—— Further studies on the Action of Salt-Solutions etc. Ibidem. Bd. X. 1900.

Petrunkewitsch, Alex. Künstliche Parthenogenese. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. VII. Suppl.

—— Die Reifung der parthenogenetischen Eier von Artemia salina. Anat. Anz. Bd. XXI. 1902.

Schiller, J. Über künstliche Erzeugung »primitiver« Kernteilungsformen bei Cyclops. Arch. Entw.-Mech. Bd. XXVII. 1909.

Schleip, W. Die Reifung des Eies von Rhodites rosae L. usw. Zool. Anz. Bd. XXXV. 1909.

Silvestri, F. Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotheri parassiti I e II Annal. R. Scuol. Sup. Agric. Portici. Vol. VI. 1906 und Boll. Lab. zool. gen. e agr. Portici. Vol. III. 1908.

STEVENS, N. M. Experimental studies on eggs of Echinas microtuberculatus. Arch. Entwickl.-Mech. Bd. XV. 1902.

VEYDOVSKY, F. Neue Untersuchungen über Reifung und Befruchtung. Kgl. böhm. Ges. Wissensch. Prag 1907.

WASSILIEFF, Al. Über künstliche Parthenogenese des Seeigeleies. Biol. Centralbl. Bd. XXII. 1902.

WILSON, ED. Experimental studies in cytology I. Arch. Entw.-Mech. Bd. XII. 1901.

—— Experimental studies in cytology II. Ibidem. Bd. XIII. 1901.

Erklärung der Figuren.

Taf. XXXI, XXXII, XXXIII sind gezeichnet mit ZEISS hom. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 8 auf der Höhe des Arbeitstisches, Taf. XXXIV in gleicher Höhe mit ZEISS hom. Imm. 2 mm. Oc. 1 LEITZ und verkleinert.

Tafel XXXI.

Fig. 1—6. Figuren zur Ovogenese von *Asterias*. Die Chromosomen in Form typischer Tetraden zu jeder Zeit unabhängig vom Nucleolus im Kern der Ovocyte nachzuweisen. Fig. 6 unmittelbar vor Auflösung des Kernes, Tetraden kondensiert, Strahlung im Plasma, Einbuchtung der Kernmembran an dieser Stelle.

Tafel XXXII.

Fig. 7, 8. Der Zustand der Eier vor Behandlung mit Kohlensäure. Entstehung der ersten Reifeteilung; bei Fig. 0 Kernrest und Nucleolus. Chromosomen zum Teil schon in Teilungsformen.

Fig. 9, 10. Kernrest, Tetraden und Nucleolus von Eiern, die dem Kohlensäurebad entnommen sind. Nucleolus reduziert. Teilungsform der Tetraden rückgebildet. Strahlung verschwunden.

Fig. 11—13. Die Eier sind in normales Seewasser zurückgebracht. Strahlung ist neu entstanden. Kernreste noch vorhanden. Auch Teilungsformen der Tetraden erscheinen bereits wieder.

Fig. 14, 15. Erste parthenogenetische Reifeteilung. Mutterstern; bei Fig. 15 Kernrest.

Fig. 16. Anaphase der ersten Reifeteilung.

Fig. 17, 18. Zwei Stadien der Karyomeritenbildung bei der ersten parthenogenetischen Reifeteilung.

Fig. 19. Telophase der ersten Reifeteilung; keine Karyomeritenbildung; die distale Tochterplatte bereits als erster Richtungskörper durch die Pigmentreihe gesondert; ihm aufsitzend die polare Kappe von unbekannter Bedeutung.

Fig. 20. Entsprechendes Stadium, begleitet von Karyomeritenbildung in beiden Tochterplatten.

Tafel XXXIII.

Fig. 21. Die Strahlung der centralen Tochterplatte der ersten Reifeteilung hat sich geteilt.

Fig. 22. Die zweite parthenogenetische Reifeteilung; Mutterstern.

Fig. 23. Zweite Reifeteilung. Anaphase. Verdoppelung der Chromosomen.

Fig. 24, 25. Karyomeritenbildung innerhalb der zweiten Reifeteilung; bei Fig. 24 noch einzelne Chromosomen der Anaphase kompakt; bei Fig. 25 rückt die gehemmte Mitose bereits nach dem Centrum des Eies ab.

Fig. 26. Die beiden Tochtersterne der zweiten Reifeteilung haben sich in je einen Kern vereinigt. Erster Richtungskörper in Teilung. Strahlung ausnahmsweise nicht sichtbar.

Fig. 27. Die beiden Tochterkerne der zweiten Reifeteilung sind aufeinander zu gewandert. Zwei Strahlencentren.

Fig. 28. Teilung des ersten Richtungskörpers.

Fig. 29. Verschmelzung des weiblichen Vorkerns mit dem zweiten Richtungskern.

Fig. 30. Verschmelzung vollendet; typische spindelförmige Kernform mit zwei Strahlungen.

Fig. 31. Die daraus resultierende erste Furchungsmitose mit der Normalzahl der Chromosomen.

Fig. 32. Dreipolige zweite Reifeteilung.

Fig. 33. Von einer dreipoligen Reifeteilung stammender Karyomeritenhaufen mit drei (oder vier ?) Strahlencentren auf der Wanderung nach dem Eicentrum.

Fig. 34. Kern aus dem Eicentrum mit drei Strahlungen.

Tafel XXXIV.

Fig. 35. Dreipolige erste Furchungsteilung mit zwei weiteren abgespaltenen Sphären (die links unten aus einem andern Schnitt).

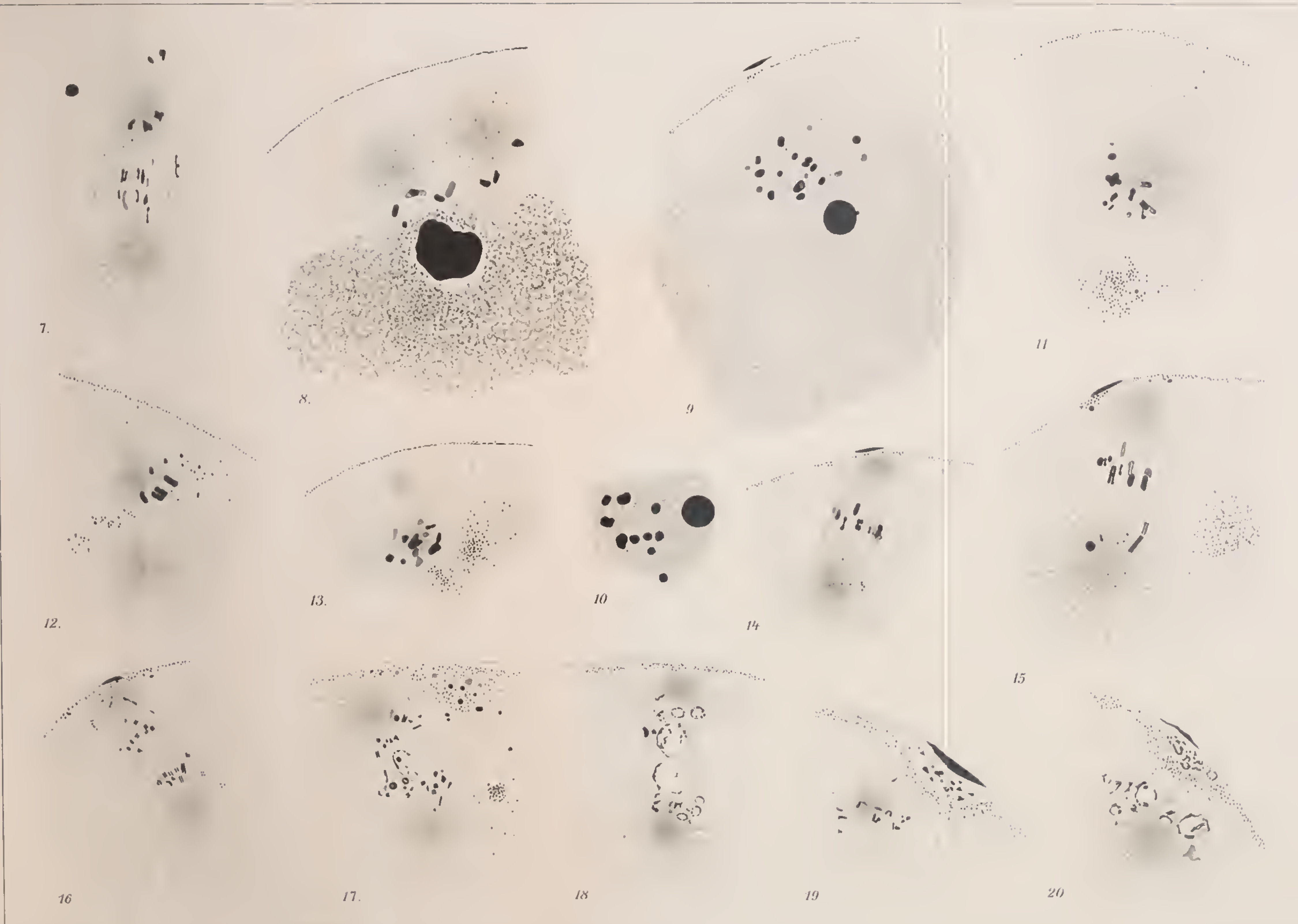
Fig. 36. Es werden weiterhin viele neue Strahlungen abgespalten.

Fig. 37. Höhepunkt der Ausbildung der sogenannten Cytaster. Stadien der Polycentrie.

Fig. 38. Die »Cytaster« treten mit Chromosomen in Verbindung und teilen das Ei zum Teil in Blastomeren auf.



P. Buchner gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



P. Buchner gez.
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena



21.



22.



23.

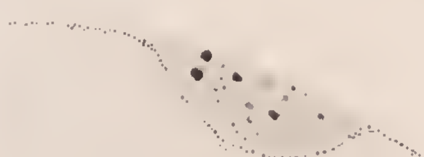


24.



25.







28.



26.



27.



29.

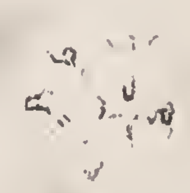
30.



32.



33



34.

31

P. Buchner gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.





35

36.





















37.

38.

Recherches sur la division de la cellule.

I. Le duplicisme constant du chromosome somatique chez Salamandra maculosa Laur. et chez Allium cepa L.

Par

Armand Dehorne.

Avec 2 figures dans le texte et planches XXXV et XXXVI.

Avant-propos.

Dans le courant de 1910, j'ai eu l'occasion de montrer que la véritable division longitudinale des chromosomes est toujours extrêmement précoce. Elle a toujours lieu, pour une mitose donnée, à la télophase précédente, ou même avant, et non à la prophase ou à la métaphase, comme on l'a cru jusqu'à ce jour.

D'autre part, dans une note récente (10) à l'Académie des Sciences de Paris, j'ai établi que, non seulement il y a division, mais qu'il y a même subdivision des chromosomes à cette époque de la mitose. J'entends par là, que les moitiés longitudinales qui apparaissent à la télophase, en même temps que leur individualité s'affirme, y subissent, aussitôt pour leur compte, les débuts d'une autre division, c'est-à-dire, d'une seconde division longitudinale.

Autrement dit, la division qui doit s'achever normalement à la métaphase *n*, a été préparée, non à la télophase *n*—1, mais plus loin encore, à la télophase *n*—2.

A ce moment, les chromosomes remontent de l'anaphase sous la forme de paires d'anses, dont chaque anse représente une moitié longitudinale. Il se fait alors, dans chaque moitié longitudinale en train de s'allonger, un creusement en apparence irrégulier de sa substance qui aboutit à la formation de deux moitiés secondaires en spirales, étroitement enlacées.

La séparation, qui se fait de la sorte à la télophase n—2, persiste pendant toute la période quiescente, où elle peut, selon les noyaux, demeurer à l'état de simple indication, ou bien s'élargir en participant au gonflement général. Elle persiste pendant toute la prophase n—1, où elle se régularise progressivement; elle traverse la métaphase sous l'aspect d'une fente bien nette, puis l'anaphase, où elle devient tout naturellement, si l'on peut dire, la véritable division longitudinale, grâce à l'écartement des moitiés secondaires qui deviennent alors les chromosomes destinés à la mitose n.

Ces chromosomes, ayant maintenant la valeur de moitiés primaires, ne demeurent pas, du reste, longtemps à l'état d'anses homogènes. En se creusant à leur tour, ils préparent dès ce moment, la division qui s'achèvera à la mitose $n + 1$. Et ainsi de suite, pour tout le cycle des mitoses, en général.

En somme, il s'écoule un peu moins de la durée de deux mitoses, entre le début apparent de la division du chromosome et l'éloignement définitif de ses moitiés dans les cellules-filles.

J'ai rencontré pour la première fois les indications de ce que je viens d'exposer, dans les mitoses somatiques d'une annélide tubicole, *Sabellaria spinulosa* Leuck. Et la description succincte que je rappelle ici a été suggérée, en grande partie, par les aspects de la mitose chez cet animal.

Mais, les chromosomes y sont d'assez petite taille, et l'étude de la subdivision n'y est pas toujours facile. En particulier, le prélude du creusement intrachromosomique qui conduit à la formation de deux moitiés filamenteuses spiralées, ne prête pas bien à une observation approfondie.

Voici, du reste, comment je décris ce phénomène, chez *Sabellaria*, qui peut être considéré comme type à chromosomes de moyenne grandeur.

«La substance de chaque anse-jumelle se creuse lentement, sans doute par suite de la pénétration de suc nucléaire à son intérieur. Au début, cela paraît s'opérer d'une façon irrégulière. Parfois, les petites cavités partielles confluent les unes avec les autres; parfois aussi, les branches des anses paraissent striées en travers et plus ou moins obliquement. Quoi qu'il en soit, ce processus a pour résultat de découper la substance chromosomique en deux maigres filaments offrant un parallélisme hésitant. Souvent même, le parallélisme est masqué parce que le creusement et le partage se sont réalisés de telle façon que les moitiés longitudinales obtenues semblent tourner l'une autour de l'autre, à la manière de deux spirales entrelacées et tres rapprochées. De fines anastomoses transverses relient ces deux spirales moniliformes.

D'autre fois encore, le phénomène de creusement ne se manifeste pas d'une façon bien évidente. Les cavités se creusent, mais ne confluent pas dès l'entrée au repos.»

N'ayant pas été absolument satisfait par ce matériel, du reste avantageux à d'autres égards, j'ai entrepris la même étude sur des espèces à chromosomes de grande taille. A priori, il était légitime de croire que, plus les chromosomes sont volumineux, moins la subdivision est difficile à reconnaître. Chez la Salamandre, les Tritons et chez *Allium*, elle s'impose à l'observateur. Mais l'étude des stades transitoires qui conduisent de la télophase à l'état quiescent parfait présente beaucoup plus de difficultés et donne de moins bons résultats dans les mitoses spermatogoniales que dans les mitoses ordinaires du corps chez *Salamandra.*

Division et Subdivision chez Salamandra maculosa.

Métaphase.

Si l'on entreprend la numération des chromosomes de cette espèce à la métaphase, on compte 24 anses volumineuses, comme celles qui ont été représentées dans la figure 2.

Tout d'abord disposées au début de la formation du fuseau en deux groupes situés à droite et à gauche de ce dernier et au-dessous, elles se trouvent bientôt réparties uniformément autour de lui, quand il est définitivement constitué. Or, dans cette situation, les chromosomes déjà fortement raccourcis frappent la curiosité à deux titres différents:

1. Chaque chromosome est une anse volumineuse et trapue qui est parcourue, d'une extrémité à l'autre, par une mince fente très nette. Elle est plus vive dans les chromosomes du Triton (fig. 1), à ce stade que dans ceux de la Salamandre; mais son existence est en tous cas indubitable chez cette dernière.

Il arrive parfois que quelques chromosomes, seulement, la montrent tandis qu'elle est voilée chez les autres; mais les extrémités de ceux-ci, en demeurant légèrement entaillées révèlent son existence dans le chromosome contracté ou encore en train de se raccourcir. En effet, plus on approche de la métaphase et plus les anses se contractent; moins aussi, la fente longitudinale est visible.

2. Les anses sont disposées par paires dans la couronne équatoriale en formation. Tantôt, les deux chromosomes appariés sont superposés, étroitement, comme dans la figure 8^b qui représente une plaque équatoriale tout à fait typique, rencontrée dans les téguments d'une larve. Tantôt, les deux anses montrent un simple rapprochement qui n'exclut par une

certaine indépendance pour chacune d'elles. Ou bien encore elles sont entrelacées on forme de lettre d'x comme dans la figure 1, prise dans les mitoses spermatogoniales d'un Triton.

En tous cas, par rapport au fuseau, elles occupent bien la position décrite jadis par Rabl (85) pour la fin de la prophase et la métaphase. Les courbures des anses sont dirigées vers le centre de la figure équatoriale, les extrémités libres sont à la périphérie.

On peut, en examinant un certain nombre de plaques équatoriales, se convaincre que la disposition des anses chromosomiques par paires n'est pas due à un rapprochement accidentel. On reconnaîtra au contraire que rien de fortuit n'entre dans cette répartition et que c'est le fait habituel de chaque mitose. La constatation ne peut paraître singulière que parce que nous n'avons pas encore touché son explication.

Nous voici donc en présence de 24 chromosomes parcourus par une mince fente longitudinale. Ils sont répartis selon 12 couples dont l'insertion au fuseau se fait comme il est d'usage ici, c'est-à-dire, en superposition horizontale. Les 24 chromosomes sont disposés selon deux plans, de façon à former deux couronnes horizontales superposées. Au moins, à un moment, chacune de ces couronnes renferme 12 chromosomes seulement.

Mais cette disposition si simple est de courte durée pour la raison suivante: chaque chromosome est, on l'a vu, fendu selon toute sa longueur et prêt, semblait-il, à dissocier ses moitiés. Cela se réalise en effet, mais non pas comme on pouvait le prévoir en tablant sur les notions courantes, c'est-à-dire, selon un processus dicentrique.

Au contraire, les deux moitiés décollées l'une de l'autre, demeurent dans le même plan horizontal et leur écartement a lieu seulement dans ce plan perpendiculaire au grand axe mitotique.

Anaphase.

Parallèlement à cette dissociation dans un plan horizontal, s'exécute le mouvement de la véritable division. Le passage de la métaphase à l'anaphase se traduit par le soulèvement des anses sur le plan équatorial; les deux couronnes se séparent lentement.

Dès l'aube de l'anaphase, même avant que l'écartement dicentrique ait commencé, chacune des deux couronnes superposées renferme 24 chromosomes. Mais, — fait important —, ceux-ci sont disposés selon 12 couples et non d'une façon quelconque autour de l'axe fusorial. En un mot, si l'on compte bien 24 chromosomes, il faut savoir que ce sont 24 moitiés secondaires encore appariées dont l'ordonnance révèle l'origine.

Enfin, les deux couronnes se séparent d'une façon définitive. Les sommets des anses remontent les premiers vers les pôles; ce n'est que plus tard que les extrémités libres se séparent à leur tour.

La plaque équatoriale est alors remplacée par deux couronnes opposées caractéristiques du stade de diaster. Les figures 3 et 4 montrent, d'une façon certaine, aisément controlable dans les préparations, que chaque aster est constitué de paires de chromosomes.

Vers le milieu de l'anaphase, à la contraction métaphasique succède un mouvement de détente qui s'accompagne d'un léger gonflement des chromosomes et de leur allongement. Il en résulte l'élargissement de la figure en forme d'aster qui dans les tissus larvaires peut conduire à des images admirables (fig. 4). La présence des couples de chromosomes y est facile à reconnaître; il existe des parallèlismes remarquables entre les branches d'un même couple et les sommets des anses se trouvent encore rapprochés deux à deux.

Mais, ce qui frappe le plus à ce stade, c'est que chaque anse qui, au moins au début de l'anaphase, paraissait encore homogène, est maintenant parcourue dans sa longueur par une mince bande claire qui en occupe l'axe médian.

Plus, la séparation dicentrique va s'accuser et plus les chromosomes vont se presser les uns contre les autres maintenant. En sorte que les images seront souvent illisibles, au point de vue de la numération et, parfois, de la disposition par couples.

De chaque côté de l'ancien plan équatorial, l'ensemble des chromosomes forme une couronne dense incurvée sur sa face polaire, et bombée sur la face opposée: la figure de tassement polaire de Grégoire et de son école (fig. 5).

Télophase.

Mon intention n'étant pas de faire un exposé complet de tous les stades de la mitose chez la Salamandre, je n'aborderai dans la télophase que les points qui m'intéressent particulièrement. Ainsi, je n'exposerai pas la formation de la cavité nucléaire, et je ne traiterai ni la question de la membrane, ni celle du suc nucléaire.

Les anses chromosomiques entrent donc par paires dans la reconstitution des noyaux-filles, et ces anses représentent maintenant des moitiés longitudinales primaires qui se sont individualisées dans chaque paire à l'issue de la métaphase.

On a vu que, lors de l'anaphase, chacune d'elles avait déjà présenté

une bande longitudinale claire, qui peut être interprétée comme la marque d'une division longitudinale de la substance chromosomique.

Après avoir été visible pendant l'ascension anaphasique, alors que les anses subissent un allongement dont il a été parlé, cette bande claire disparaît par suite d'une nouvelle contraction qui caractérise le tassement polaire.

Lorsque la membrane nucléaire s'est reformée, les chromosomes subissent une nouvelle dilatation, par suite du gonflement général et cette fente réapparaît, mais elle acquiert ici une bien plus grande importance.

En somme, on a une succession de contractions et de dilatations de la substance chromosomique, de raccourcissements et d'allongements des anses chromosomiques qui laissent voir ou qui voilent la présence dans le chromosome d'une zone achromatique correspondant vraisemblablement à une liquide intrachromosomique.

La figure 6 montre un noyau de spermatogonie en fer à cheval dans le moment de la reconstitution. Les courbures des anses sont disposées dans la région polaire; les extrémités libres sont recourbées à l'intérieur par suite de la formation de la vacuole nucléaire, et, de ce fait, peuvent prêter à l'illusion qu'un spirème-fille vient de se former, ainsi que le comporte le schema donné jadis par Flemming et par Strasburger.

Toutes les anses sont parcourues par une fente spacieuse dans la substance chromosomique imbibée de suc nucléaire. Les limites de cette fente ont déjà perdu de leur netteté, mais elle-même occupe bien le milieu de chaque anse et la substance du chromosome est répartie selon deux bandes d'égale épaisseur.

Ce qui se passe par la suite est extrêmement interéssant. Pour bien comprendre le phénomène, il faut se représenter avec exactitude quelle est la nature réelle de la substance des chromosomes. Il ne faudrait pas croire, en effet, que, même au moment qu'elle est le plus condensée, elle soit une sorte de matière solide et plus ou moins impénétrable aux liquides. Meves et Grégoire en ont déjà fait la remarque. Elle est une substance visqueuse, semi-fluide, susceptible de se déformer considérablement tout en gardant sa cohésion et sans devenir miscible au cytoplasme ou aux sucs cellulaires.

Les deux bandes constitutives de chaque anse s'allongent, semble-t-il, chacune pour son compte et en même temps elles perdent déjà leur régularité (fig. 7). Outre qu'elles deviennent épineuses par suite des nombreuses anastomoses qui les relient aux voisines, elles acquièrent une structure vaguement moniliforme; chacune est une suite plus ou moins

régulière de pleins et de déliés. Comme elles continuent de s'allonger beaucoup, leur trajet jadis rectiligne est maintenant oublié. Elles tournent l'une autour de l'autre en contractant un grand nombre d'adhérences, ou en émettant l'une vers l'autre de nombreux bourgeons de leur substance qui compliquent encore leur irrégularité apparente.

La substance chromosomique est alors manifestement gonflée de liquide; elle a perdu son homogénéité et se colore d'une façon moins vive.

Cette différenciation morphologique atteint toutes les anses à la fois; mais, dans certaines, surtout dans la région des courbures polaires, des fragments entiers de chromosomes demeurent, au moins en apparence, réfractaires, et conservent leur aspect ancien, hormis toutefois que la substance de ces fragments a aussi gonflé.

Au fûr et à mesure que le jeune noyau se constitue, il s'accroît, et, en même temps, la substance chromosomique subit des transformations de plus en plus profondes. L'ancienne fente rectiligne a complètement disparu, mais les moitiés formées sont toujours présentes.

Le processus d'allongement en spirale double s'est poursuivi, et les moitiés sont maintenant, dans chaque anse, deux filaments extrêmement longs chargés d'épines, de barbules, etc., enroulés l'un autour de l'autre.

Si nous considérons la figure 9, qui représente un noyau spermatogonial vu par le champ polaire, chaque anse nous apparaît comme une sorte de tresse compliquée. Au premier abord, on serait tenté de ne voir là qu'une tranche de réseau, dont les mailles correspondraient à autant de cavités ou d'alvéoles, et il pourrait être parlé de l'alvéolisation du chromosome.

Mais, d'autre part, on ne manque point d'être attiré par la présence de barres transverses, ou obliques (Fig. 10), de traits régulièrement disposés sur tout le parcours de l'anse, plus importants que le reste et tranchant vigoureusement sur l'ensemble de la tresse dont il font partie. Ce sont des tronçons des spirales filamenteuses.

J'attache une grande importance à ces formations parce qu'elles permettent de suivre, à un moment où l'indétermination semble régner, la continuité des filaments spiralés, et de rattacher ceux-ci aux moitiés secondaires apparues à l'anaphase.

Quant à la fente médiane, elle persiste également, mais de la façon suivante: chaque chromosome est maintenant une sorte de tube creux ou de ruban à section trapézoïdale, dont la cavité interne peut être interrompue par quelques trabécules. A la périphérie, tournent à la manière de deux spirales très compliquées dans le détail, mais dont la direction

générale est facile à suivre, les moitiés secondaires nouvelles. L'ancienne fente est représentée maintenant, tout à la fois par la cavité tubulaire et par tous les interstices de la paroi.

Quand je dis que les moitiés secondaires tournent à la manière de deux spirales intriquées, il ne faut pas entendre que, dans la réalité, on est en présence de deux filaments qui se meuvent comme tels et s'entrelacent. La nature de la substance chromosomique s'oppose à cette interprétation. Au contraire, on a affaire à deux quantités égales de substance semi-fluide, identiques en apparence, mais qui, pour des raisons qui nous sont parfaitement inconnues ne peuvent se refusionner. Soumises aux mêmes conditions, elles coulent, ainsi qu'une substance qui file, l'une autour de l'autre, dans les limites où elles sont maintenues.

Les préparations donnent des images solidifiées de cette substance semi-liquide qui se déplace vraisemblablement à la manière d'une amibe dont le cytoplasme s'écoule dans l'eau. Et l'on peut imaginer les relations mutuelles des moitiés comme celles de deux amibes qui se rencontrent, ou qui vivent temporairement l'une contre l'autre.

Pendant un certain temps les transformations télophasiques précédentes demeurent assez obscures, parce que le noyau est encore relativement de petite taille. Les tours de spire sont écrasés les uns sur les autres, et les spirales assez peu évidentes. Mais, par la suite, au fûr et à mesure que le noyau se gonfle de suc nucléaire, le processus apparaît plus clairement, comme dans la figure 11, où la constitution de la tresse chromosomique est simplifiée.

Dans le noyau représenté ici, vu par le champ polaire, une partie des courbures des anses est restée plus dense et prend le colorant très vivement encore. Mais, il est parfois possible de reconnaître que, dans ces endroits aussi, la subdivision a été réalisée. Seulement, elle est demeurée dans l'état du début de la télophase. Le nombre des anastomoses interchromosomiques, résultat de l'activité filaire, de la substance des chromosomes, s'est accru considérablement. Dès maintenant, le noyau a acquis l'aspect rétiforme qui caractérise l'état dit quiescent.

Dans la figure 12, j'ai dessiné un noyau appartenant à la dernière génération de spermatogonies. On sait que, chez ces éléments, le noyau atteint, à l'état de repos, une différenciation qu'on ne retrouve pas dans les autres tissus du même animal.

Je me suis particulièrement attaché à suivre l'évolution des chromosomes dans de semblables noyaux. J'ai acquis la certitude qu'ils ne se comportent pas autrement que ceux des autres noyaux. Seulement, il faut tenir compte que la substance chromosomique, en pleine période de nutri-

tion perd rapidement sa chromaticité, et là, où auparavant, l'hématoxyline au fer eût coloré intensément des bandes chromosomiques énormes, on ne voit plus que des traces filamenteuses peu démonstratives, que les auteurs prennent pour de la linine ou du caryoplasme: à mes yeux, ni la linine, ni le caryoplasme n'ont d'existence réelle et les traces dont je parle représentent des tronçons exténués de spirales filamenteuses.

Mais, si des noyaux, à cet état, ne renseignent guère sur la notion de la division, celle de la permanence morphologique des chromosomes y est toujours évidente, grâce au fait que, dans chaque branche, des grumeaux, représentant soit des tronçons de chromosomes, soit des épaississements considérables des filaments spiralés ont résisté. Ces grumeaux sporadiques qui ont échappé à l'anabolisme de cette période, indiquent ainsi facilement le parcours de l'anse.

Les figures 18 et 19, prises sur des noyaux épidermiques de la larve de Salamandre, permettront de finir l'exposé de l'entrée des chromosomes au repos, d'une façon plus satisfaisante. En général, dans les éléments somatiques proprement dits, les chromosomes ne poussent jamais leur différenciation quiescente aussi loin, ni surtout aussi rapidement que dans les éléments spermatogoniaux; aussi, a-t-on le loisir d'étudier les phénomènes aussi complètement que possible.

Dans la figure 18, les anses ayant la valeur de moitiés primaires se sont toutes dédoublées comme il a été dit plus haut. Elles sont maintenant formées d'une double spirale plus ou moins régulière dont les tours, allant en sens inverse, sont transverses et plus ou moins obliques; et des anastomoses relient entre elles les 24 anses.

Le développement d'un pareil noyau se poursuit de la manière suivante. Un écartement de plus en plus prononcé survient entre les deux spirales moniliformes et hérissées. Mais, celles-ci demeurent réunies grâce à de nombreuses et minces anastomoses qui préexistaient sous forme de tractus courts et épais, ou qui s'établissent entre deux points auparavant au contact et qui s'éloignent.

Cet écartement n'a pas lieu seulement à la périphérie sous la membrane nucléaire, mais aussi en profondeur. Du reste, les filaments sont maintenant très longs et très sinueux, et il est désormais impossible de donner une image exacte de leur trajet dans un dessin.

Dans ces conditions, le noyau a définitivement acquis cette apparence de réseau sous laquelle on l'a décrit si souvent. En réalité, l'ensemble des chromosomes a seulement acquis l'aspect rétiforme, et il suffit de jeter un coup d'œil sur la figure 19, pour admettre la justesse de cette expression restrictive.

L'aspect rétiforme est obtenu grâce à la coexistence de la division et d'une subdivision des chromosomes. Cette notion explique plus rationnellement l'apparente complication des noyaux à l'état dit de repos. Si peu que les moitiés secondaires s'écartent l'une de l'autre, dans le territoire qui appartient à chaque moitié primaire, l'aspect rétiforme de la structure nucléaire se renforce aussitôt[1]).

Prophase.

Le noyau est le siège des transformations progressives suivantes:

Chaque moitié secondaire retire d'abord une partie de ses prolongements anastomotiques, et commence de reconcentrer sa substance. Ensuite, les deux filaments, qui constituent chaque couple secondaire, se rapprochent jusqu'au contact.

Chaque moitié secondaire affecte une allure très irrégulière, comme il est representé dans les figures 13 et 14. Des portions assez minces réunissent des parties très épaisses, qui, toutes, ont des contours déchiquetés. De plus, le parcours filamenteux est très capricieux et se fait à des niveaux très changeants. Toutes les aspérités correspondent à d'anciennes anastomoses plus ou moins bien rétractées. On saisit ici, sur le vif, le processus terminal de la télophase, qui se répète au début de la prophase, sur le versant de la nouvelle mitose.

La concentration chromosomique se poursuit, et le calibre des moitiés secondaires s'unifie. Bientôt, elles sont tout-à-fait rapprochées l'une de l'autre dans chaque paire secondaire, qui prend ainsi l'aspect d'une anse spirèmateuse pourvue d'une fente longitudinale qui correspond à la subdivision.

La figure 15 montre que les couples primaires, eux aussi, n'ont pas cessé d'exister au cours de la période quiescente; la reconcentration les fait réapparaître dans la cavité du noyau avec la plus grande netteté.

On peut essayer maintenant la numération avec chance d'arriver à la certitude. Toutes les anses spirèmateuses, porteuses de la fente de subdivision, viennent se couder dans une région qui correspond à

---

[1]) Tout récemment, j'ai pris connaissance d'un travail de K. C. Schneider sur les chromosomes de la larve de Salamandre. (Histologische Mitteilungen III. Chromosomengenese. Festschrift zum 60. Geburtstag Richard Hertwigs. Bd. I Jena 1910.) Pour cet auteur, les chromosomes de la prophase somatique sont bivalents et ils se forment de la façon suivante: dès la métaphase, alors que les chromosomes-filles sont encore réunis, deux à deux, un filament spirale se différencie à leurs dépens. Ce filament se dédouble pendant l'anaphase et la télophase suivantes; les chromosomes sont alors bivalents et persistent pendant l'état quiescent sous cette forme (Note du 9 avril).

l'ancien pôle du noyau. Douze couples de ces anses occupent la cavité de ce dernier.

Le processus de régularisation et d'unification continue, et, déjà, les anses spirèmateuses se raccourcissent, en perdant leurs enroulements et leurs sinuosités. Leur disposition par paires devient de plus en plus évidente, et chacune est parcourue dans toute sa longueur par une mince fente, claire dans la substance maintenant redevenue très homogène (fig. 16).

Dans la figure 17, un fragment de noyau à ce stade, appartenant à une spermatogonie en fer à cheval, montre deux paires d'anses qui présentent la fente caractéristique de la subdivision.

De semblables paires d'anses subdivisées n'ont plus qu'à subir un dernier raccourcissement, phénomène qui s'accompagne de la disparition de la membrane nucléaire, et de l'arrangement d'une partie du cytoplasme en fuseau, asters, etc., pour donner bientôt des chromosomes aussi trapus que ceux des figures par lesquelles j'ai commencé la description.

Discussion.

Plusieurs faits importants ressortent de cet exposé; il convient de les discuter séparément.

1. La séparation des chromosomes à la plaque équatoriale. — C'est un point qui n'a plus été étudié minutieusement dans les mitoses somatiques depuis les grands travaux de Flemming, Rabl, Strasburger, Van Beneden, Carnoy etc. En ce qui concerne plus spécialement la Salamandre on s'en tient à ce qu'a dit Rabl en 1885.

Ainsi pour Reinke, Meves, etc., la mince fente que présentent les anses contractées à la fin de la prophase est l'indice d'un partage dont l'exécution est imminente. Elle est la fente caractéristique de la mitose actuelle.

Personne, il est vrai, ne dit avoir assisté à la dissociation elle-même; mais personne, non plus, ne doute que cette mince fente si précise ne conduise à la séparation dicentrique immédiate des chromosomes.

Quelques auteurs ont cherché jusqu'au bout à voir par eux-mêmes la dissociation des 24 anses; mais leur désir ne semble pas avoir été exaucé. Ainsi Janssens (01), chez les Tritons, qui écrit: «La division longitudinale des bâtonnets est très tardive dans les spermatogonies des Tritons. Les bâtonnets sont déjà très bien individualisés, alors qu'on n'y voit pas encore la moindre trace de division. Les chromosomes se trouvent déjà bien régulièrement à la couronne équatoriale, alors qu'il n'existe pas la moindre trace de division longitudinale.»

J'ai montré au contraire, dans la figure 1 de ce travail, que le Triton présente aussi bien, sinon mieux parfois, que la Salamandre, une mince fente dans les anses de la fin de la prophase. Même à ce point de vue, l'observation de Janssens n'est pas exacte.

2. L'hypothèse des chromosomes jumeaux. — On ne semble pas avoir signalé pendant la prophase que les anses clivées sont disposées par paires dans le noyau. La constatation est pourtant importante, car elle peut mettre, dans une certaine mesure, sur la voie du doute à l'égard des anciennes données.

Pourtant dans les planches de quelques auteurs, on trouve inconsciemment exprimée par le dessin, — ce qui augmente encore la valeur du témoignage —, cette notion de la parité des anses à la prophase.

Le plus intéressant document est fourni par Reinke (95). Il suffit de parcourir les 12 figures que cet auteur consacre à la mitose chez la Salamandre, pour se rendre compte de l'exactitude de ce que j'avance.

Reinke compte naturellement 24 anses. Dans les figures 3 et 7, la subdivision est clairement indiquée; dans la figure 8, elle est voilée, mais sa présence est révélée par les extrémités fendues des anses extrêmement contractées. Plus, en effet, les anses doubles approchent du sommet de la métaphase, et plus elles se contractent, moins leur fente est visible. Enfin, dans la figure 11, on peut voir des traces de cette subdivision alors que le noyau possède une membrane et que les anses entrent à l'état quiescent.

Reinke pense aussi que le nombre somatique est 24, et il partage l'opinion générale que la fente correspond à la division dicentrique prochaine des chromosomes. Son idée originale consiste à admettre, sans du reste la soutenir par des exemples bien évidents, que cette fente apparaît à la télophase. Elle se poursuit ensuite à travers toute l'évolution du noyau pour enfin s'achever à l'équateur de la mitose suivante.

A mes yeux, le mérite de Reinke consiste surtout à avoir dessiné avec exactitude les anses telles qu'elles sont disposées, par paires.

En 1909, Janssens, avec la collaboration de Willems, étudie la division des spermatogonies de *Alytes obstetricans*: «Dans ces cellules, dit-il, les premières cinèses somatiques donnent des métaphases très belles, dont il a été possible d'étudier tous les éléments. Nous observons très clairement dans ces couronnes l'existence d'une série double de chromosomes étrangement semblables, deux à deux. Ce fait a été, pensons-nous, observé pour la première fois dans le testicule des Batraciens par Montgomery (1901), mais n'avait, à notre connaissance, plus été confirmé par personne pour cet ordre, alors que plusieurs auteurs en ont donné

des exemples très remarquables pour les Hemiptères (Sutton 1902, Wilson 1905, etc.), et qu'on a retrouvé la chose ailleurs (Bonnevie 1905, Rosenberg 1807, etc.).»

«Ce qu'il y a de plus remarquable dans la disposition dont nous parlons, c'est que les chromosomes semblables sont ici très rapprochés. Ce fait n'a pas été signalé jusqu'à présent, à notre connaissance, et donne certainement à notre *Alytes* un intérêt particulier. Il facilite l'explication de la conjugaison des chromosomes pendant la période auxocytaire.»

La question des chromosomes jumeaux a, en effet, été soulevée il y a quelques années en cytologie et a eu quelque retentissement. Malheureusement, l'existence de séries doubles de chromosomes étrangement semblables présente un intérêt tout différent de celui que lui accordent les auteurs précédents.

J'espère que ce travail montrera la véritable nature de ces chromosomes jumeaux. Si leur découverte facilitait l'explication de la conjugaison parallèle et si ce que j'avance est reconnu exact, en retour, on doit admettre que j'ai enlevé toute possibilité à la théorie de la copulation de chromosomes homologues.

3. L'évaluation du nombre somatique chez la Salamandre et les Tritons. Tous les auteurs indistinctement, — si ce n'est vom Rath qui a compté 12 chromosomes dans les tissus larvaires —, fixent, à la suite de Flemming, le nombre somatique à 24.

Je pense au contraire qu'il est de 12, mais je ne suis pas de l'avis de Bataillon, quand il considère que l'erreur de Flemming serait une grossière erreur. Je crois, au contraire, qu'à l'époque où travaillait le cytologiste de Kiel, elle était à peu près inévitable.

Le mérite de la théorie de la conjugaison chromosomique aura été de provoquer la revision de toutes les notions classiques, et de fournir ainsi aux observateurs l'occasion, d'être infiniment plus minutieux et plus précis que par le passé.

J'ai reproduit dans la figure 8ª une plaque équatoriale qui montrait à l'évidence que le nombre somatique est bien 12. Cette plaque était formée de deux couronnes très nettes renfermant chacune 12 anses primaires subdivisées, sur le point de devenir 12 paires d'anses dans lesquelles les chromosomes sont tous indépendants.

Lorsque cela se réalise, chacune des deux couronnes superposées comprend 24 chromosomes; et la plaque équatoriale tout entière renferme naturellement 48 chromosomes. Cette situation est de courte durée, parce que l'éloignement dicentrique des deux couronnes commence bien-

tôt; mais il est certain qu'à un moment donné la figure équatoriale renferme bien 48 chromosomes.

En somme, chez *Salamandra*, il est possible de compter au cours de la mitose comme nombre somatique tantôt 12, tantôt 24, tantôt même 48.

1. 12 chromosomes: si l'on tient compte comme je l'ai fait constamment ici que les anses sont toujours distribuées par paires à la prophase et à l'anaphase.

2. 24 chromosomes: si l'on compte toutes les anses de la fin de la prophase pourvues d'une mince fente longitudinale comme autant de chromosomes somatiques sur le point de se diviser, et non comme des moitiés longitudinales primaires.

3. 48 chromosomes: si, tout à la fin de la métaphase, ou tout au début de l'anaphase, on fait le relevé complet des anses présentes dans la figure mitotique à ce moment, et si l'on pense que ces chromosomes sont sur le point de se diviser.

Ainsi, l'on pourrait dans des cellules voisines en division, appartenant au même tissu, compter tantôt n, tantôt $2n$, tantôt $4n$ chromosomes. Flemming et tous les auteurs qui ont travaillé à sa suite, ont toujours tablé sur $2n$ pour la Salamandre et les Tritons.

Autant que je puis juger d'après son dessin, les plaques équatoriales où Janssens a fait la numération des chromosomes jumeaux d'*Alytes* correspondent à celle de ma figure 8. La comparaison serait plus intéressante, si Janssens avait compté chez cet anoure le même nombre de chromosomes que chez les Batraciens Urodèles. Mais il arrive à un nombre assez surprenant, il compte 32 chromosomes somatiques. Jusqu'à preuve du contraire, j'avoue que je suis assez sceptique sur la valeur de ce résultat. Quant à la numération des dyades maturatives faite comme il est indiqué dans sa figure 12, je ne suis pas convaincu non plus de son exactitude. Je crois finalement que *Alytes* présente le même nombre de chromosomes que la Salamandre, les Tritons, la Grenouille, etc., et peut-être tous les Amphibiens.

La figure 12 de Janssens montre quatre rangées parallèles de chromosomes, et cette disposition est bien conforme à ce que j'ai vu.

4. Transformations télophasiques et prophasiques des chromosomes. Janssens est assurément l'auteur qui, chez les Batraciens, a poussé le plus loin l'observation des chromosomes dans leur passage à l'état de repos.

Dans des chromosomes, qui correspondent à peu près à ceux de la figure 6 de ce travail, et qui paraissent fragmentés transversalement, Janssens décrit la formation d'un filament pelotonné. «Le filament qui

apparaît dans le chromosome est appliqué contre la partie interne de la membrane du noyau nucléinien. Il y décrit des spirales tantôt droites, tantôt gauches, et parfois il suit une ligne parallèle à la direction du chromosome. On le voit aller de côté et d'autre, il prend la forme de *L*, de *Z* et de *S*.»

Ces images présentent, d'après l'auteur, les plus grandes similitudes avec celles qui précèdent la formation du peloton de la prophase. Là, des blocs chromatiques en résolution pourraient faire croire à une division longitudinale, ou à une réapparition d'une telle division. Mais Janssens ne l'admet pas; la véritable division apparaissant seulement, d'après lui, à la métaphase.

Un seul bloc donne naissance à un filament très long, mais qui ne garde pas longtemps les dimensions qu'il possède à ce moment. «Il se raccourcit, cela ne souffre pas de doute. En même temps, les enroulements et les plissements en zig-zag se perdent graduellement. A certains endroits, ces enroulements persistent plus longtemps.»

Cette interprétation remarquable est vraie dans son essence, et je ne puis que la confirmer en ce qui concerne la résolution filamenteuse des blocs chromatiques. Mais d'autre part, il est bien certain que chaque chromosome ne donne pas qu'un seul filament contourné, comme le pense le cytologiste de Louvain. La figure 29 de son travail (01), ainsi que plusieurs détails de la figure 27 de la même planche, parlent même directement contre cette théorie.

En 1904, Kowalski applique, sur les noyaux de la larve de Salamandre, les idées de son maître, le professeur Grégoire. J'aurai l'occasion de développer celles-ci plus loin à propos de *Allium*.

Pour Kowalski, la division longitudinale se fait toujours à la prophase. Il décrit le creusement des chromosomes à la télophase, et il montre qu'à la prophase les anses pelotonnées sont aussi creusées de cavités. Mais il ne rattache pas ces aspects les uns aux autres. Il ne se préoccupe pas non plus de la numération des chromosomes.

Dans leur travail de 1906, les Schreiner disent quelques mots de la structure des chromosomes dans les noyaux au repos de la Salamandre. Dans les noyaux spermatogoniaux quiescents, les limites entre les chromosomes disparaissent, la charpente nucléaire supporte des plaquettes chromatiques plus ou moins grandes, dont l'arrangement rappelle difficilement les anses antérieures.

Lors du dernier repos spermatogonial, les chromosomes se disloquent moins et forment de larges bandes réticulaires assez nettement délimitées qui cheminent avec régularité à la surface du noyau. A la prophase,

chaque bande se condense en un filament qui a la valeur d'un chromosome somatique.

Avant de quitter cette question, je voudrais rappeler l'évolution chromosomique que W. Schleip a décrite récemment dans le noyau des Nährzellen de l'ovogénèse de *Cypris fuscata.*

La cellule est identique au début à un ovocyte de premier ordre, mais elle montre plus tôt que les ovocytes les signes particuliers à la période d'accroissement. D'abord pourvus d'une fente, les chromosomes se raccourcissent, puis grossissent et la fente disparaît. Alors l'ensemble du chromosome ressemble à un petit noyau au repos. Dans ces conditions, chaque chromosome ressemble singulièrement à une portion de chromosome de Salamandre, au cours des différenciations télophasiques.

Dans la figure 42 de Schleip (09), il semble bien aussi que l'on a affaire à des filaments spiralés, étroitement réunis sous la forme d'une tresse. Si cela se passe vraiment comme chez Salamandre on doit compter 4 de ces filaments pour chaque chromosome. La similitude physiologique entre une télophase et le début de la période d'accroissement dans l'ovocyte ou ailleurs, permet d'autant mieux ce rapprochement.

De semblables structures filamenteuses ont été interprétées par Altmann, dont on connaît les tendances, comme se résolvant en granules chromatiques indépendants. Mais le dessin d'Altmann représentant une double télophase prise dans le cervelet d'un embryon de Salamandre et que Meves a reproduit dans son mémoire de 1907, peut être fort bien interprété à ma manière. Les deux spirales filamenteuses y ont été incomplètement représentées; l'auteur n'a été sensible qu'aux parties épaisses des filaments, et il a négligé les portions ténues qui ne cadraient pas avec la théorie granulaire.

En aucun moment de la mitose, je n'ai remarqué que le chromosome se décompose en granules indépendants. J'ai toujours vu que la substance chromosomique est homogène, mais plus ou moins étirée, ou bien coulant d'une façon irrégulière avec formation de bourgeons, d'épines, etc.

Allium cepa.

Les mitoses étudiées sont prises dans le méristème radiculaire. L'Oignon constitue, avec la Salamandre, l'Ascaris, le Lys, un matériel préféré des cytologistes. Aussi le nombre de travaux parus sur cette plante depuis dix ans me permet-il de passer assez rapidement sur la description de la mitose.

Interprétation personnelle.

A la fin de la prophase, 16 anses dédoublées composent une figure équatoriale assez aberrante, qui ne ressemble en rien aux couronnes si régulières qu'on rencontre dans la Salamandre au même stade (fig. 20). Dans son travail sur la mitose chez *Allium*, Bonnevie (08) a bien représenté la disposition des anses à ce moment. Elles tournent leur courbure vers le plan de l'équateur, tandis que les branches sont dirigées vers les pôles, parallèlement à l'axe du fuseau. On rencontre parfois de semblables aspects à la métaphase des secondes mitoses maturatives. Janssens les a signalés, dans ces conditions, chez *Aplysia* et chez *Alytes*.

Les anses clivées se raccourcissent, et l'éloignement dicentrique commence; mais, pas de la façon que pense Bonnevie. Les anses ne subissent pas à l'équateur une dissociation dicentrique. Si, elles montrent une dissociation certaine, c'est que, de part et d'autre du plan équatorial, elles se résolvent en leurs éléments. Mais la véritable division, celle qui caractérise la mitose actuelle, a déjà eu lieu.

Elle consiste en un partage des 16 anses clivées en deux lots de 8. Les 16 anses de la fin de la prophase sont, en effet, des moitiés longitudinales préparées depuis très longtemps, et qui présentent déjà, pour leur compte, une fente longitudinale. Celle-ci correspond à la subdivision ou seconde division, et non à la division proprement dite.

Ainsi, la figure 55 de Bonnevie représente déjà une anaphase et non plus la métaphase.

De part et d'autre du plan équatorial se trouvent 8 paires d'anses chromosomiques, soit 16 chromosomes. Au début de l'anaphase, on compte 32 anses chromosomiques dans l'ensemble de la figure mitotique. Bientôt, ces chromosomes qui avaient subi une contraction énergique à la métaphase, s'allongent; et alors, chacun d'eux, comme chez la Salamandre, à la même époque de la mitose, présente une mince bande claire dans toute sa longueur (fig. 79 de Bonnevie).

A la télophase, 16 chromosomes, ayant la valeur de moitiés longitudinales, entrent au repos d'une façon qui rappelle de très près les transformations télophasiques de la Salamandre. Seulement. ici, le phénomène est plus clair parce que le nombre des chromosomes est moins élevé, parce qu'aussi la substance chromosomique est moins riche, et qu'il ne se forme pas d'empâtements de cette substance, comme dans le cas précédent.

Il se forme aux dépens de chaque anse, une paire de filaments spiralés qui semblent tourner autour d'une cavité axiale, à section plus ou moins quadrangulaire.

Encore étroitement enlacés au début, ils tendent à s'écarter de plus en plus, en même temps que leur trajet devient plus capricieux dans le détail. Des anastomoses réunissent ces filaments les uns aux autres et aux filaments qui proviennent des chromosomes voisins. On a dès lors tous les degrés de différenciation des couples filamenteux en rapport avec l'écartement des spirales.

Peu à peu, grâce à ce procédé, l'aspect rétiforme du noyau quiescent est obtenu. Les spirales filamenteuses persistent dans la trame fondamentale sous la forme de lignes principales plus épaisses, moniliformes et se colorant encore plus vivement. Mais, dans les noyaux au repos depuis longtemps, elles ne sont pas toujours reconnaissables. Le début des transformations prophasiques peut seul renseigner sur la position des moitiés secondaires dans le rétiforme nucléaire.

A la prophase, les spirales filamenteuses parcourent les mêmes étapes qu'à la télophase, mais en sens inverse. Leur substance se reconcentre graduellement, elles se rapprochent l'une de l'autre dans chaque paire et retirent la plus grande partie de leurs anastomoses.

Bientôt, la cavité du noyau est sillonnée par 16 anses très longues et très contournées, d'allure spirèmateuse, et qui présentent une fente longitudinale, non encore tout à fait régularisée. Le fait qu'elle n'est pas encore régularisée ne doit pas être confondu avec l'apparition soudaine d'une fente entièrement nouvelle.

Les anses ont conservé l'orientation qu'elles avaient à la télophase; leur courbure existe toujours dans la même région du noyau. Elles sont toujours groupées 2 à 2, selon 8 couples, indiquant ainsi que le nombre somatique de cette espèce est 8.

Elles se raccourcissent par la suite tout en conservant la fente longitudinale qu'elles présenteront encore à la métaphase. Là, les 8 couples sont dissociés par suite de l'achèvement de la division longitudinale. Mais la subdivision persiste dans chaque anse[1]).

Discussion.

Je ne puis tenir compte ici que du travail de Grégoire (06), et de celui de Bonnevie (08).

---

[1]) Dans une communication à l'Académie des Sciences de Paris du 16 janvier dernier, J. Granier et L. Boule ont recherché si les phénomènes se déroulent chez les Plantes conformément à ce que j'annonçais dans ma communication du 28 novembre (10). D'après ces auteurs, dans les mitoses de la racine d'*Endymion nutans*, le clivage dont on constate l'existence à la prophase n remonte à la fin de la métaphase de la division n—1 (Note du 9 avril).

Grégoire est l'un des cytologistes qui se sont le mieux appliqués à l'étude de la reconstitution du noyau. Sous le nom d'alvéolisation, il a étudié, en détail, avec l'aide de ses élèves, les transformations que subissent les chromosomes à la télophase. Le liquide nucléaire agissant autour et à l'intérieur des chromosomes, contribue à la formation des anastomoses, et en même temps transforme le chromosome, qu'il alvéolise irrégulièrement, en une sorte de bande alvéolo-réticulaire.

Je résumerai l'histoire de la mitose somatique dans *Allium*, d'après Grégoire.

Les chromosomes-filles, à la fin de l'anaphase, se tassent autour du pôle, sans toutefois se fusionner les uns avec les autres. Ils se dégagent ensuite dans la vacuole nucléaire qui se forme, et ils subissent une alvéolisation graduelle, assez irrégulière, qui les transforme en autant de réseaux élémentaires.

Le réseau total est donc un réseau de réseaux.

Qu'est-ce que le noyau chez *Allium*? C'est une cavité vacuolaire contenant 16 chromosomes alvéolisés; et il faut concevoir le réseau total comme formé d'autant de plages réticulées qu'il y a de chromosomes.

A la prophase, le réseau total se décompose en une série de bandes spongieuses qui, en ramassant et en concentrant leur substance, arrivent à former des rubans homogènes qui sont les chromosomes définitifs. Ceux-ci subissent toujours leur division longitudinale bien avant la métaphase, mais ils peuvent la subir, soit lorsqu'ils sont déjà arrivés à l'état de rubans homogènes, soit lorsqu'ils sont encore sous forme de bandes alvéolaires.

Cette idée de l'alvéolisation, qui a été bien accueillie par les cytologistes, est, en réalité, plus prudente que pénétrante. Elle prouve seulement la continuité chromosomique de la télophase à la prophase. Je pense qu'elle a plutôt paralysé les efforts de cet auteur en vue d'une interprétation rationnelle de la structure quiescente. A cet égard, les essais de Janssens, qui table sur une filamentation de la substance chromosomique, me semblent plus fructueux.

D'autre part, l'interprétation de Grégoire n'apporte, en somme, aucun résultat nouveau concernant la division longitudinale. Ici, aussi, l'état quiescent est encore considéré malgré tout comme dans l'ancien schéma. Il n'est pas expliqué par les stades qui le précèdent et il n'explique pas ceux qui le suivent.

Sur le même objet, Bonnevie (08) arrive aux conclusions suivantes:

A la télophase, dans chaque chromosome en train de gonfler, il se différencie un mince filament spirale. Pendant que la substance achro-

matique que contient chaque chromosome se répand dans le jeune noyau, les tours de spire des filaments chromosomiques se relient par des anastomoses plus ou moins compliquées secondairement; et, c'est ainsi que l'on obtient la figure du réseau.

A la prophase, les anastomoses disparaissent, et les filaments spiralés qui proviennent des anciens chromosomes par formation endogène, dedeviennent les chromosomes de la nouvelle mitose.

Cette interprétation commode fournit malheureusement une explication trop simpliste de la continuité chromosomique. L'auteur ne tient compte pour l'explication de la structure quiescente ni de la division, ni de la subdivision. Elle signale une fente dans les chromosomes anaphasiques que j'ai retrouvée aussi, et se préoccupe de savoir s'il existe des rapports véritables entre cette fente et celle de chromosomes de la prophase. Mais elle ne peut répondre aux questions qu'elle se pose à cet égard.

De plus, comme je l'ai déjà dit, Bonnevie fait se dissocier, à la métaphase. les anses clivées de la prophase, alors que la dissociation a lieu à l'anaphase, et n'a pas la signification d'un écartement dicentrique.

En somme, chez *Allium*, comme chez la Salamandre, il est possible de compter au cours de la mitose tantôt n, tantôt $2n$, tantôt même $4n$ chromosomes.

Chez *Allium*, Guignard compte 8 chromosomes pour le nombre somatique, tandis que Grégoire en compte 16. En réalité, n est ici égal à 8.

Il convient de signaler en cet endroit les tres intéressantes remarques faites par Guignard (91), sur les mitoses de *Lilium Martagon*.

Cette espèce renferme normalement 12 chromosomes. Cependant, dans les mitoses de certaines cellules épidermiques et sous-épidermiques, les plaques équatoriales comptent 24 chromosomes, qui se montrent déjà formés de 2 moitiés parallèles accolées dans toute leur longueur. Et ce dédoublement longitudinal se manifeste déjà dans chaque segment primaire, dès l'instant où les segments apparaissent libres avant leur orientation en plaque nucléaire. La mitose a lieu qui sépare les moitiés parallèles de sorte que 24 chromosomes remontent vers un pôle, et 24 vers l'autre. Donc les noyaux, semble-t-il, devront renfermer 24 chromosomes, soit $2n$.

Mais il y a plus: Guignard a compté dans certaines plaques équatoriales jusqu'à 48 ou près de 48 chromosomes, ce dont témoigne sa figure 78 (91). Ces 48 chromosomes, en se divisant, vont donc fournir $4n$ aux noyaux-filles résultant de ces mitoses.

Comme ces observations présentent les plus sérieuses garanties, elles ont longtemps tenu en échec, ainsi que quelques observations analogues d'autres histologistes, la théorie de la fixité du nombre des chromosomes pour une espèce donnée. En effet, on ne pouvait rencontrer de plus frappant exemple de la variation numérique que celui-ci. Aussi est-il cité avec empressement dans les traités et manuels.

Je pense que la prétendue variation peut s'expliquer très simplement, si l'on invoque la notion de la coexistence de la division et d'une subdivision chromosomiques dans une même mitose. Le nombre somatique du *Lilium Martagon* est bien 12, et, même lorsque les plaques équatoriales présentent 48 chromosomes, il est toujours 12. J'ai discuté ce point à l'occasion de la Salamandre qui possède le même nombre somatique.

Avant de clore ce chapitre à propos des mitoses végétales, je voudrais citer l'exemple suivant, qui emportera, je l'espère, la conviction au sujet de la valeur des anses qui se présentent à la métaphase.

En étudiant la division cellulaire chez *Spirogyra*, l'algue verte bien connue, J. Berghs (06) décrit la division longitudinale comme étant un phénomène prophasique. Et l'on compte 12 chromosomes dédoublés à la fin de la prophase. A la suite de la dislocation de la plaque équatoriale, les chromosomes remontent vers les pôles. Or, il faut noter dans l'anaphase deux faits très frappants. C'est d'abord le nombre des chromosomes: il n'y en a que 6. En second lieu, chacun des 6 bâtonnets, identique à ceux de la prophase, est nettement double suivant la longueur.

«Comment, se demande J. Berghs, expliquer la présence, à la fin de l'anaphase non pas de 12 bâtonnets, mais seulement de 6 bâtonnets doubles? Nous n'avons à formuler à ce sujet aucune hypothèse satisfaisante.»

Il est clair que les 12 chromosomes dédoublés de la prophase sont des moitiés longitudinales subdivisées. A la métaphase, la division s'achève, mais la subdivision persiste.

Si les 12 chromosomes dédoublés étaient des chromosomes somatiques véritables, on devrait avoir 12 bâtonnets simples à l'anaphase; ou, en admettant qu'un creusement surgisse aussi de bonne heure dans cette espèce comme dans *Salamandra* et *Allium*, 12 bâtonnets en train de se dédoubler. Or, Berghs trouve 6 bâtonnets dédoublés seulement.

Conclusions.

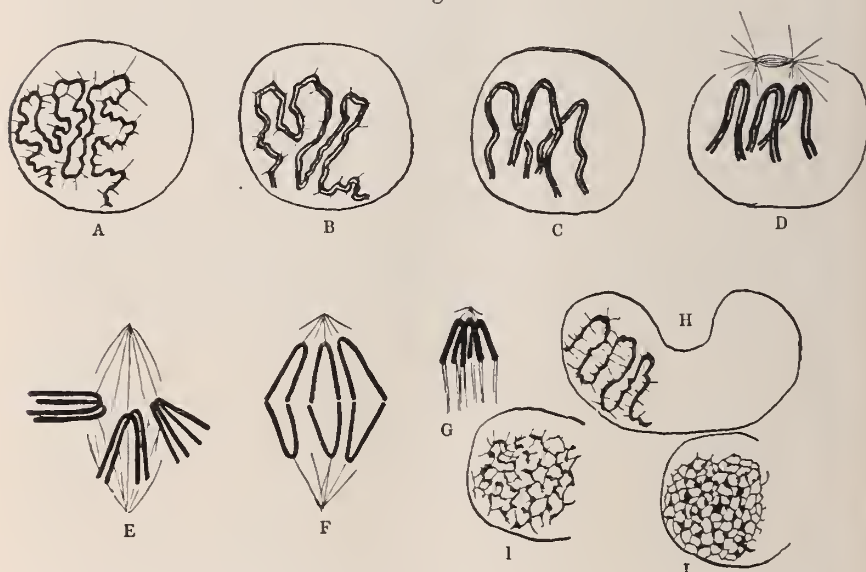
1. L'anticipation de la division longitudinale est une règle générale lieé au fait que le chromosome est toujours double. Les chromosomes

ne se divisent pas en vue d'une mitose, ils sont toujours divisés et prêts à la mitose. C'est dans ce sens que j'ai pu dire que tout noyau à la télophase, c'est-à-dire à peine reconstitué, est déjà en mitose.

2. Sous le nom de duplicisme constant, j'entends que les chromosomes sont toujours disposés par paires, par dyades, ayant la valeur de moitiés longitudinales primaires.

J'entends aussi que, même dans cet état, chaque anse appariée est déjà divisée longitudinalement, ou est en train de le devenir. C'est ce

Fig. 1.



Représentation schématique de l'évolution de 3 chromosomes somatiques, d'après les données de Flemming.

A = spirème de la prophase; B = division longitudinale du spirème; C = fragmentation du spirème en chromosomes; D = mise au fuseau; E = plaque équatoriale; F = anaphase; G = tassement polaire; H = formation du spirème-fille à la télophase; I = formation du réseau; J = état quiescent.

qui constitue la subdivision ou seconde division longitudinale conduisant à la formation de moitiés longitudinales secondaires.

3. La subdivision se montre dès la reconstitution du noyau, ou à l'anaphase, et coexiste avec la division dans la structure quiescente.

Chez la Salamandre et chez l'Oignon, pour une mitose n, le début apparent de la division du chromosome se fait à l'anaphase n—2.

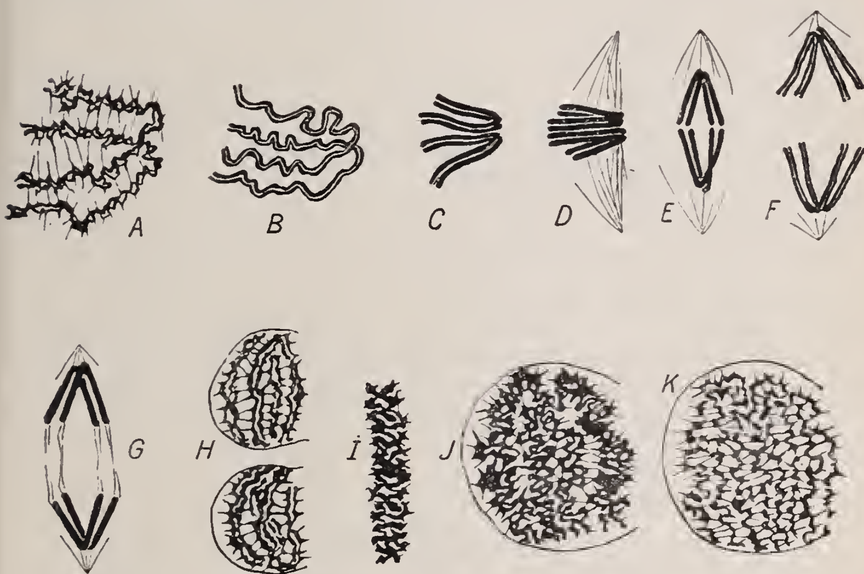
4. Le chromosome est constitué de deux substances: l'une chromatique, l'autre achromatique et probablement plus fluide que la première. Lorsque le chromosome est fortement contracté, la substance

achromatique paraît imbiber la substance chromatique; ou bien elle sort du chromosome, car elle n'est plus visible.

Dès que le chromosome se détend, la substance achromatique apparaît sous la forme d'une mince bande claire, occupant l'axe longitudinal. Peut-être même alors pénètre-t-il du liquide cytoplasmique dans le chromosome.

Lorsque le chromosome entre à la télophase, il donne deux longs

Fig. 2.



Représentation schématique de l'évolution de 1 chromosome somatique, d'après la théorie du Duplicisme constant.
A = moitiés primaires subdivisées de la prophase; B = régularisation des moitiés primaires subdivisées; C = moitiés primaires à la fin de la prophase; D = plaque équatoriale; E = anaphase, les deux moitiés primaires subdivisées s'écartent définitivement; F = anaphase, allongement des anses et apparition de la subdivision; G = tassement polaire, disparition momentanée de la subdivision; H, I, J = transformations télophasiques; K = aspect rétiforme de l'état quiescent.

filaments jumeaux entrelacés sous la forme d'une double spirale filamenteuse irrégulière. Sa substance achromatique se répand dans le noyau.

5. Les chromosomes étant toujours disposés par paires, et même à la métaphase, par paires de paires, le nombre somatique doit être obtenu de la façon suivante: il est égal au plus petit nombre de paires qu'on rencontre dans la mitose. Chez la Salamandre, on peut, selon les stades, compter tantôt 12 paires, et tantôt 24: le nombre somatique est 12.

6. L'hypothèse des chromosomes jumeaux est insoutenable. Mais elle repose sur un fait certain: la disposition des chromosomes par paires. Seule, l'explication de la parité, dans cette hypothèse, est erronée.

7. Il existe une continuité remarquable, mais non surprenante, entre les filaments spiralés de la télophase et ceux de la prophase. La permanence morphologique des chromosomes, exposée comme dans ce travail, est indéniable.

8. Le stade quiescent intercalé dans l'évolution chromosomique est une simple étape de ravitaillement de la substance des chromosomes. L'activité y est intense, mais elle ne correspond à aucune modification importante de ces derniers.

Pendant le séjour dans la «vacuole nucléaire» (Grégoire), ils deviennent des sortes de filaments strepsitènes, absolument comparables à ceux qui ont été décrits dans la prophase des cytes de premier ordre, pendant la période d'accroissement.

Les chromosomes somatiques au repos se présentent également sous la forme de dyades dont chaque élément montre la seconde division longitudinale ou subdivision.

9. Le fait que la métaphase correspond à un simple partage dicentrique de deux lots de chromosomes préparés depuis longtemps, est corroboré par l'observation de Jolly sur la très courte durée relative de la métaphase observée, sur le vivant, chez le Triton.

Lille, 16 Janvier 1910.

Index bibliographique.

Berghs, J. 1906. Le noyau et la cinèse chez le Spirogyra. La Cellule. T. XXIII.

Bonnevie, K. 1908. Chromosomenstudien I. Archiv für Zellforschung. Bd. I.

Boveri, Th. 1888. Zellenstudien. Die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris megal. Jen. Zeitschr. Bd. XV.

—— 1909. Die Blastomerenkerne von Ascaris megal. und die Theorie der Chromosomenindividualität. Archiv für Zellforschung. Bd. III.

Brauer. 1893. Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megal. Archiv mikr. Anatom. Bd. XLII.

—— 1894. Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Archiv mikr. Anat. Bd. XLIII.

Dehorne, A. 1910. Sur la coexistence de la division et d'une subdivision des chromosomes à l'état quiescent. Comptes-rendus A. S. Paris, 28 nov.

Flemming. 1887. Neue Beiträge zur Kenntnis des Zelle. Archiv mikr. Anat. Bd. XXIX.

Goldschmidt. 1908. Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des Dicrocoelium lanceatum Stil. et Hass. Archiv für Zellforschung. Bd. I.

GOLDSCHMIDT. 1908. Ist eine parallele Chromosomenkonjugation bewiesen? Archiv für Zellforschung. Bd. I.

GRÉGOIRE. 1899. Les cinèses polliniques chez les Liliacées. La Cellule.

GRÉGOIRE et A. WYGAERTS. 1904. Les cinèses polliniques chez les Liliacées. La Cellule.

—— —— 1904. La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. La Cellule.

—— 1906. La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (racines d'Allium). La Cellule.

GUIGNARD. 1891. Nouvelles études sur la fécondation. Annales des Sciences naturelles, Botanique.

—— 1899. Sur la formation du pollen et la réduction chromatique dans le Naias major. C. R. Ac. Sc. Paris.

HÄCKER, V. 1909. Über die Chromosomenbildung der Aulacanthiden. Zool. Anz. Bd. XXXIV.

HOF. 1898. Histologische Studien an Vegetationspunkten. Bot. Centralbl. Bd. LXXV.

JANSSENS. 1901. La spermatogénèse chez les Tritons. La Cellule. T. XIX.

JANSSSENS et DUMEZ. 1903. L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation des spermatocytes chez Batracloseps attenuatus et Pletodon cinereus. La Cellule. T. XX.

—— 1905. Evolution des auxocytes mâles du Batracloseps attenuatus. La Cellule. T. XXII.

JANSSENS et WILLEMS. 1909. La spermatogénèse dans l'Alytes obstetricans. La Cellule. T. XXV.

—— 1909. La théorie de la chiasmatypie. La Cellule. T. XXV.

KOWALSKI. 1904. Reconstitution du noyau et formation des chromosomes dans les cinèses somatiques de la larve de Salamandre. La Cellule. T. XXI.

MEVES. 1896. Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra. Archiv mikr. Anat. Bd. XLIV.

—— 1907. Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Archiv mikr. Anat. Bd. LX.

—— 1908. Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen! Archiv für Zellforschung. Bd. I.

RABL. 1885. Über Zellteilung. Morphol. Jahrb. Bd. X.

—— 1889. Über Zellteilung. Anat. Anz. Bd. IV.

VOM RATH. 1893. Beiträge zur Spermatogenese von Salamandra. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVII.

REINKE, 1895. Zellstudien. Archiv mikr. Anatom. Bd. XLIV.

SCHLEIP, W. 1909. Vergleichende Untersuchung der Eireifung bei parthenogenetisch und bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostracoden. Archiv für Zellforschung. Bd. II.

SCHREINER, A. und K. E. 1906. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschiechtszellen. Archives de Biologie. T. XXII.

VON WINIWARTER. 1900. Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères (lapin et homme). Archives de Biologie. T. XVII.

VON WINIWARTER et SAINMONT. 1909. Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères (chat). Archives de Biologie. T. XXIV.

Explication des figures.

La fixation des noyaux reproduits dans ces planches a été obtenue soit par le liquide de Hermann, soit par celui de Tellyesnicki. La coloration a été faite à l'aide de l'Hématoxyline au fer, procédé de Benda; et par l'Hématoxyline de Ehrlich.

Les figures ont été dessinées à la hauteur de la table de travail.

Planche XXXV.

(Toutes les figures, sauf la première, ont été dessinées sur des aspects mitotiques de spermatogonies de Salamandre.)

Fig. 1. Début de la métaphase dans une grosse spermatogonie de *Triton cristatus* (obj. 1,5 Zeiss Apo. et Comp. oc. 12).

Fig. 2. Même stade chez la Salamandre (obj. 1,5, oc. 8).

Fig. 3. Fin de l'anaphase, début du tassement polaire. Les anses sont disposées par paires (obj. 1,5, oc. 8).

Fig. 4. Aster anaphasique en vue polaire. Douze paires d'anses subdivisées qui ont subi la détente de l'anaphase (obj. $^1/_{12}$, oc. 12).

Fig. 5. Début de l'anaphase, stade antérieur à celui de la figure précédente. L'éloignement dicentrique des deux couronnes équatoriales est en train de se faire (obj. 1,5, oc. 8).

Fig. 6. Reconstitution du noyau dans les grosses spermatogonies en fer à cheval (obj. 1,5, oc. 8).

Fig. 7. Transformations télophasiques des chromosomes (obj. 1,5, oc. 8).

Fig. 8. a. Plaque équatoriale en vue polaire. b. Fragment d'une plaque équatoriale vue de profil (obj. $^1/_{12}$, oc. 6).

Fig. 9. Noyau reconstitué vu par le champ polaire, et montrant les transformations télophasiques des chromosomes (obj. 1,5, oc. 8).

Fig. 10. Fragment de l'un de ces chromosomes (obj. 1,5, oc. 12).

Figs. 11 et 12. Suite des transformations de la télophase (obj. 1,5, oc. 8).

Fig. 13. Les deux moitiés secondaires à l'aube de la prophase (obj. 1,5, oc. 18).

Planche XXXVI.

(Les figures 14—17 représentent des spermatogonies de Salamandre. Les figures 18 et 19 représentent deux noyaux pris dans l'épiderme de la larve de Salamandre. Les figures 20—28 correspondent à des stades de la division chromosomique dans la racine de *Allium cepa.*)

Fig. 14. Concentration de la substance chromosomique, au début de la prophase. Rapprochement des moitiés secondaires avec persistance de la fente de la subdivision (obj. 1,5, oc. 8).

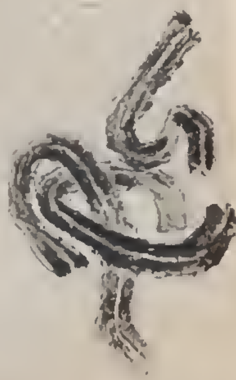
Fig. 15. Régularisation des moitiés primaires subdivisées (obj. 1,5, oc. 8).

Fig. 16. Raccourcissement des moitiés primaires dans une spermatogonie (obj. 1,5, oc. 8).

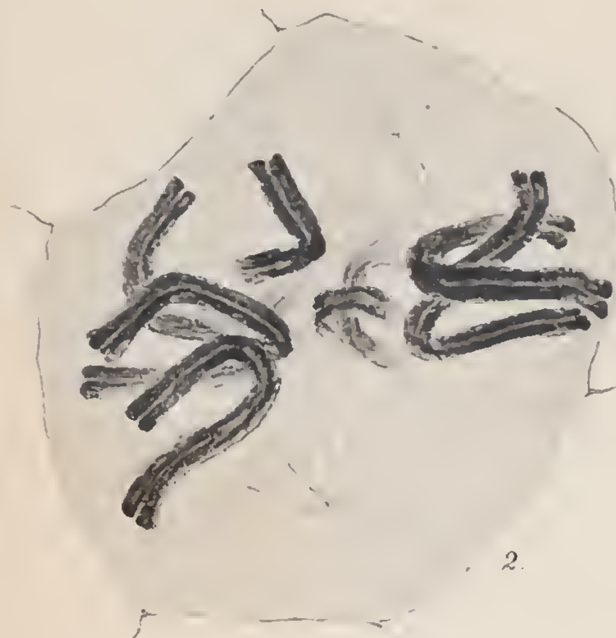
Fig. 17. Même stade dans un fragment de spermatogonie en fer à cheval (obj. 1,5, oc. 8).

Fig. 18. Noyau de cellule épidermique après la télophase (obj. $^1/_{12}$, oc. 12).

Fig. 19. Semblable noyau à l'état dit quiescent, au stade où l'on décrivait la disparition des chromosomes (obj. $^1/_{12}$, oc. 12).

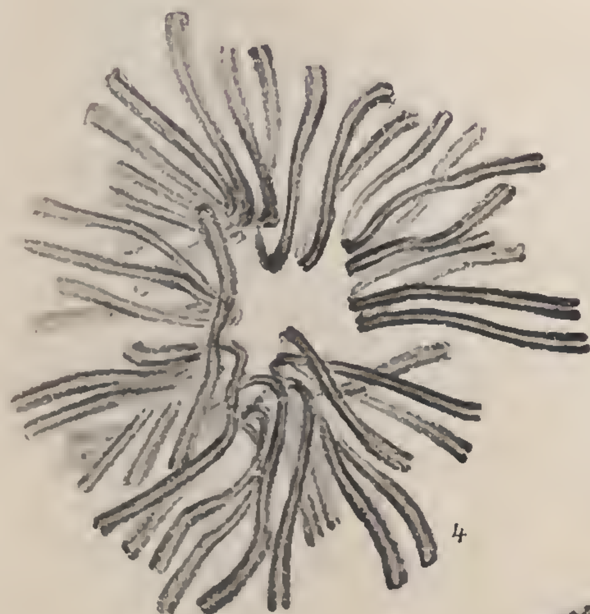
1.



2.



3.



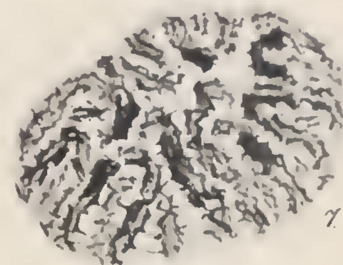
4.



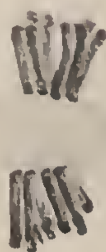
5.



6



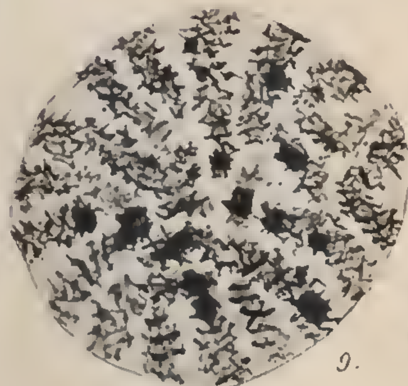
7.



8b



8a.



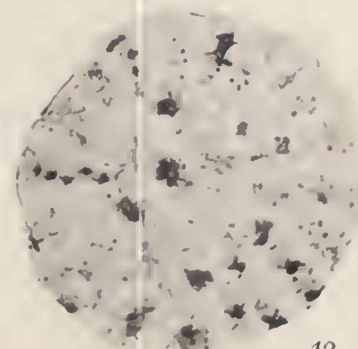
9.



10.



11.



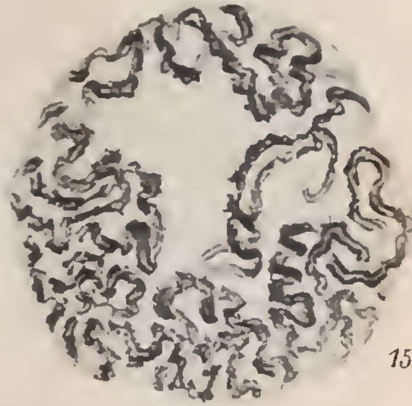
12



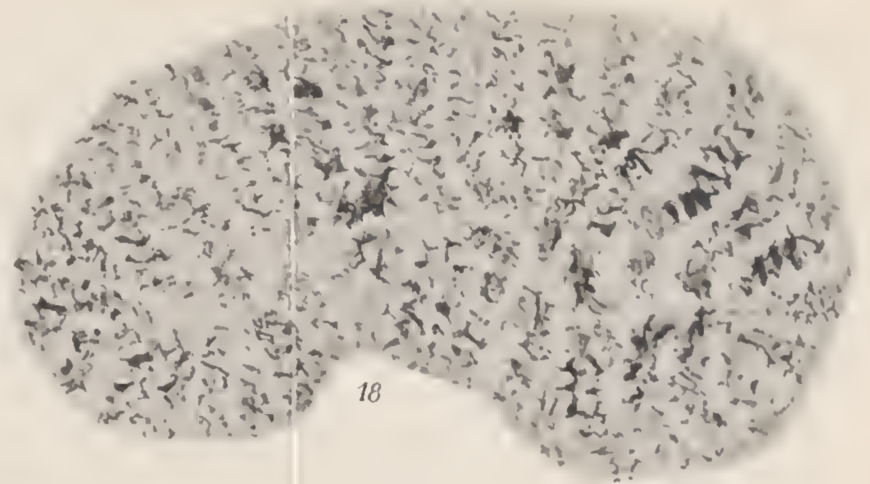
13.

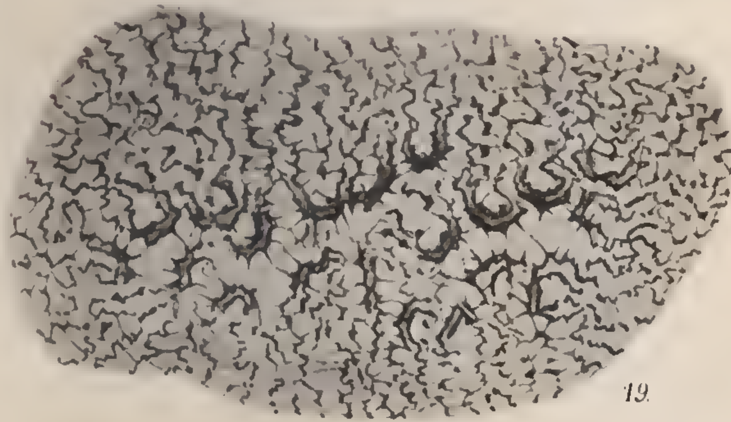
A. Deheme ad nat. del.
Verlag v. Wilhelm Engelmann Leipzig
Lichtdruck v. C. G. Röder G.m.b.H. Leipzig


14.


15.

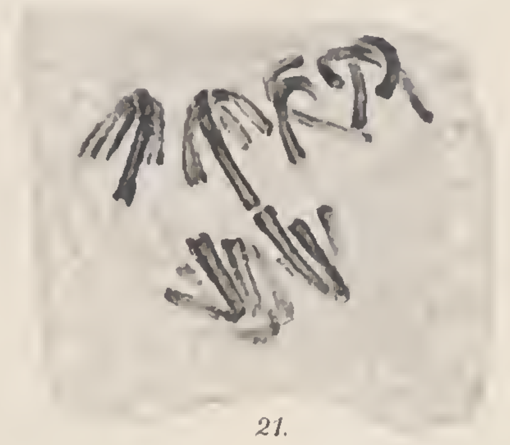

17.

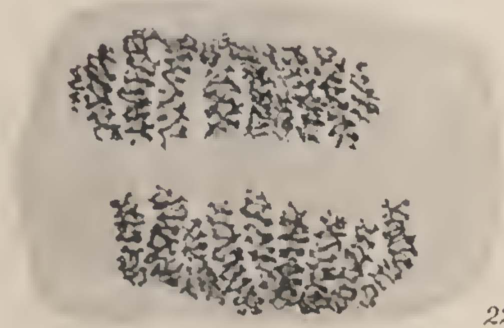

18

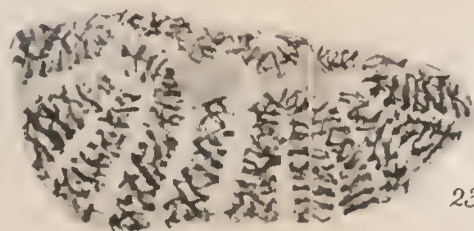

19.

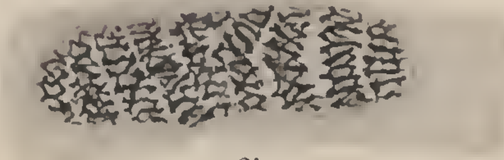

16.


20

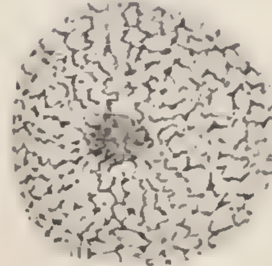

21.

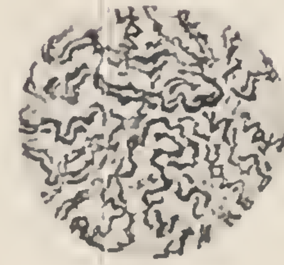

22.

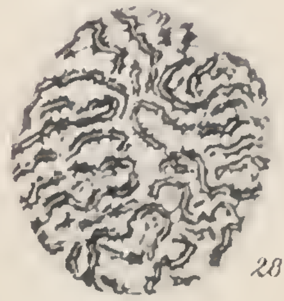

23.


24.


25.


26.


27


28

A. Dehorne ad nat. del. Verlag v. Wilhelm Engelmann, Leipzig Lichtdruck v. C. G. Röder, G. m. b. H., Leipzig

Fig. 20. Métaphase (obj. 1,5, oc. 8).

Fig. 21. Anaphase. Disposition des chromosomes par paires (même grossissement).

Fig. 22. Télophase (id.).

Fig. 23. Noyau post-télophasique (id.).

Fig. 24. La transformation du chromosome en deux filaments spiralés s'accentue (id.).

Fig. 25. Les filaments spiralés s'écartent dans chaque paire (id.).

Fig. 26. Noyau quiescent montrant les paires filamenteuses (id.).

Fig. 27. Début de la prophase; concentration de la substance des moitiés secondaires (id.).

Fig. 28. Les chromosomes de la prophase, sous forme de 8 couples d'anses subdivisées (id.).

Referate.

Ishikawa, M. Cytologische Studien von Dahlien. In: Botan. Magazine. Tokyo. Bd. XXV. Nr. 288. 8 S. 1 Taf.

Verfasser hat zehn verschiedene Arten und Rassen von Dahlien untersucht. Alle hatten 64 Chromosomen diploid außer *Dahlia coronata*, die mit nur 32 diploid versehen war. Verf. wirft die Frage auf, ob die Dahlien mit 64 Chromosomen tetraploid sind, d. h. ob sich die Chromosomen der *Coronata*-Form hier in doppelten Exemplaren vorfänden, und führt zur Stütze dieser Behauptung an, daß in der homoeotypischen Metaphase und Anaphase die Chromosomen gepaart sind, während dies nicht bei *Coronata* der Fall ist. In den Kernplatten der somatischen Mitosen ist aber nichts zu beobachten, das auf eine eventuell tetraploide Natur des Kernes hindeutet.

H. Lundegård (Stockholm).

Pensa, Antonio. Alcune formazioni endocellulari dei vegetali. In: Anat. Anzeiger. Bd. XXXVII. Nr. 12. S. 325—333. 5 Fig. im Text.

Lewitzky, G. Über die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. In: Berichte d. d. botan. Gesellschaft. Bd. XXVIII. H. 10. S. 538—546. 1 Taf.

Die Verfasser berichten über Befunde von Strukturen in dem Cytoplasma pflanzlicher Zellen, die in mehrfacher Hinsicht interessant sind.

Pensa hat Fruchtanlagen mehrerer Pflanzen — *Tulipa*, *Gladiolus*, *Lilium candidum* und *Martagon*, *Iris germanica*, *Juta filamentosa*, *Papaver Rhoeas*, *Solanum tuberosum* — untersucht und sich dabei der Methoden von Golgi und Cajal bedient. In jungen Fruchtanlagen noch nicht aufgebrochener Blüten sieht er im Cytoplasma runde oder ovale Körner, die meistens zerstreut liegen, aber mit Tendenz, sich an die Peripherie oder um den Kern zu sammeln. Die Größe der Körner nimmt im allgemeinen mit dem Entwicklungsgrad der Blume zu. Bisweilen — wie bei *Tulipa* — haben die Strukturen Form von Körbchen oder leeren Schalen. Verf. unterscheidet dabei drei konzentrische Schichten der Karpellen, in denen die Strukturen ein verschiedenes Aussehen haben. Er hat auch Bildungen gesehen, die dem «apparato reticolare» Golgis ähneln (in *Lilium candidum*), oder Stäbchen und Fäden, die gerade oder ösenförmig oder in andrer Weise gebogen sind. In *Juta filamentosa* hat Pensa das Aufeinanderfolgen verschiedener Stadien konstatieren können.

Besonders wichtig erscheint nun, daß nach Pensa die erwähnten Körnchen in Leucoplasten (»cloroleuciti«) übergehen (s. *Rosa Thea*, Fig. 5).

Zu ähnlichen Resultaten ist Lewitzky gekommen. Er hat in den fixierten Zellen der Keimlinge von *Pisum sativum* und *Asparagus officinalis* ebensolche Strukturen wie Pensa gesehen und ihre Verwandlung zu Chromatophoren verfolgt.

Die Ergebnisse der Verff. erinnern sehr an die von mir beschriebenen Verhältnisse in den Wurzelmeristemzellen von *Vicia faba*. Ich beobachtete hier (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd.XLVIII, 1910) ganz ähnliche Strukturen wie Pensa und Lewitzky, fand aber, daß sie zum großen Teil durch die Fixierung geschaffen waren und zwar in folgender Weise. Die Zellen der Wurzelspitze enthalten Leukoplasten, außer am Vegetationspunkt, wo jedoch kleine Chromatophorenanlagen zu sehen sind. Diese Plastiden liegen im Leben im Plasma zerstreut und sind rund. Unter Einwirkung der Fixierungsmittel gehen aber eigentümliche Verlagerungen momentan vor sich: Die Leukoplasten werden ausgezogen und haften einander an, rosenkranzähnliche Reihen bildend. In meiner erwähnten Abhandlung ist Näheres über diese und ähnliche Verlagerungen nachzulesen; auch ist dort hervorgehoben, wie Strukturen auch durch Deformation von Vacuolen und andern leichtflüssigen Bestandteilen des Cytoplasmas entstehen können.

Vergleichen wir nun die Ergebnisse der Verff. mit den meinigen, so ergibt sich sogleich die Möglichkeit, daß die von jenen beschriebenen Strukturen ähnliche Artefakte sein können. Lewitzky hat nicht lebendes Material untersucht, Pensa nur bei *Rosa*, zur Konstatierung der allmählichen Ergrünung der Körnchen (S. 330).

Mit dieser Hindeutung will ich aber keineswegs leugnen, daß nicht ähnliche Strukturen auch präformiert sein könnten (vgl. auch meine erwähnte Abh. S. 349, 360 u. a.). Ich habe selbst neuerdings Protoplasmastrukturen, die an die künstlich geschaffenen und die von andern Autoren beschriebenen sehr erinnern, besonders hübsch in der Wurzel von *Cucurbita pepo* gesehen. Sie treten hier in Form von Tröpfchen, Stäbchen und anders gestalteter länglicher Bildungen oder rosenkranzähnlicher Reihen auf, und bewegen sich ziemlich lebhaft unter Formwechsel.

Ein zweiter Punkt, den man bei Betrachtung der Ergebnisse der Verff. bedenken soll, ist, ob wirklich alle die beschriebenen Strukturen sich zu Chromatophoren entwickeln. In *Vicia faba* stammt ein Teil der diesbezüglichen Bildungen aus Leucoplasten, ein andrer Teil aus andern Plasmaeinschlüssen. (Die wechselnden Formen in verschiedenen Schichten, die Pensa beschreibt, können wohl auch auf differente Wirkung des Fixierungsmittels zurückgeführt werden.) Leider wissen wir zurzeit nur relativ sehr wenig über die Metamorphosen der Chromatophoren, namentlich auch über ihre Jugendstadien. Es wäre nun freilich von vornherein nichts Befremdendes, wenn sie in den letztgenannten Stadien eine von der Kugelgestalt beträchtlich abweichende Form hätten. Die Chloroplasten der niederen Pflanzen erreichen ja häufig höchst verwickelte Formen. Und solches braucht ja keineswegs die Autonomie der Bildungen zu beeinträchtigen.

Bezüglich eines dritten Punktes haben wir noch einige Bemerkungen hinsichtlich der großen Ähnlichkeit der von den Verfassern beschriebenen Strukturen mit den tierischen Mitochondrien, Chromidien usw. zu machen. Pensa macht auf diese Ähnlichkeit aufmerksam, während Lewitzky so weit geht, daß er die von ihm beobachteten Bildungen Chondriosomen nennt. Ich kann jedoch nicht umhin, die Adoption dieser Benennung in dem gegebenen Fall höchst ungeeignet zu finden. Denn Lewitzky sagt ja selbst, daß sie in Stengelspitzen zu Chloroplasten, in der Wurzelspitze zu Leucoplasten werden. Warum denn nicht mit Schimper einfach von Chromatophoren sprechen?

Nach der Literatur zu urteilen, werden mit Chondriosomen sehr verschiedenartige Dinge gemeint, und es kann wohl niemand freuen, den Namen auch in die Botanik eingeführt zu sehen. Ich verweise betreffs dieser Frage auf die diesbezüglichen Ausführungen in meiner »Kritik zweier Vererbungshypothesen«.

Es mangelt dem Problem der Plasmastrukturen noch an einheitlichen Gesichtspunkten. Wir haben viel von einem näheren Studium dieser Dinge zu erwarten, es ist aber zu hoffen, daß wir hier vor den übertriebenen morphologischen Betrachtungen bewahrt werden, die besonders in der Zellkernlehre floriert haben. Die Ergebnisse sind in der Tat an sich so interessant, daß wir ruhig mit einer einheitlichen Bearbeitung warten können, bis auch die physiologische Analyse der Zellerscheinungen an das gleiche Feld vorgedrungen ist. In physiologischer Hinsicht interessant muß eben die Umwandlungsfähigkeit der Strukturen sein, wenn sie sich nun bei weiterer Forschung bestätigen wird. Sie deutet auf rege stoffliche Beziehungen zwischen den betreffenden Bildungen und der umgebenden Zellsubstanz oder auch auf einen selbständigen Stoffwechsel in denselben, in welchem Falle sie eine biologische Individualität haben.

H. Lundegård (Stockholm).

Lawson, Anstruther A. The phase of the nucleus known as synapsis. In: Transactions of the royal society of Edinburgh. Vol. XLVII. Part III. Nr. 20. 1911. S. 591—604. Mit 2 Taf.

Ungeachtet dessen, daß man der Synapsis keine strenge Definition geben kann, weil diese Benennung auf äußerliche Erscheinungen gebaut ist, kennt jedoch jeder Pflanzencytologe dieses Stadium in der Prophase der heterotypischen Teilung. Moore erfand bekanntlich den Terminus, um einen Zustand zu bezeichnen, in dem das Chromatin sich auffallend zusammengezogen und sich von der Membran zurückgezogen hatte. Nachherige Beobachter fanden auch zumeist ein ähnliches Stadium in der heterotypischen Prophase, und alles in allem kann gesagt werden, daß es etwas für die heterotypische Teilung sehr Auszeichnendes ausmacht. Einige Forscher sprachen jedoch von ungünstiger Fixierung als Ursache der synaptischen Kontraktion, ohne jedoch schlagende Belege hierfür zu geben. Auffallend ist aber, daß man unter den Tieren in der heterotypischen Prophase häufig kein ähnliches Stadium aufgefunden hat, und auch bei den Pflanzen tritt die Kontraktion in verschiedener Stärke auf.

Als man dann der Mikrostruktur der synaptischen Chromatinanhäufung nachforschte, gingen die Meinungen noch mehr auseinander. Ein Teil der Forscher wollte darin eine Paarung dünner Fäden erblicken, ein andrer Teil sah wohl Fäden verschiedener Dicke, konnte sich aber keinen Begriff darüber machen, in welchem Verhältnis die dicken Fäden zu den dünnen standen. Laut den erstgenannten Forschern war also die Synapsis dem Leptonema v. Winiwarters gleichzusetzen. In diesem Stadium würden die Elternchromosomen gepaart werden und verschmelzen oder wenigstens sich innig aneinander schmiegen. Man erinnere sich des Gleichnisses de Vries': die Elternchromosomen gleichen zwei Freunden, die eine Weile nebeneinander gehen (Synapsis), dann sich wieder trennen, aber jetzt durch Gedankenaustausch etwas verändert sind. Gegen diese Auffassung von der Synapsis, die nicht unerheblich mit theoretischen Anschauungen vermengt ist, stehen nun — wie genannt — einige skeptische Forscher und zu diesen gehört der Verf.

Er ist davon überzeugt, daß die Synapsis nichts mit einer Mischung oder Verschmelzung von mütterlichem und väterlichem Chromatin zu tun hat. Er hat beobachtet,

daß die Fäden bei einem gewissen Zeitpunkt (Lockerung des Knäuels) doppelt sind, vermutet aber, daß diese Doppelheit schon im Ruhezustand vorhanden war, ohne, wie es Ref. scheint, irgendwelche Belege hierfür anführen zu können. Ferner bemüht er sich nachzuweisen, daß in der Synapsis keine Kontraktion des Chromatins stattfindet. Der Kern soll nur wachsen, und die Membran so den Chromatinknäuel hinter sich lassen. Die wirklichen Kontraktionsbilder werden als Artefakte oder von schiefen Schnitten stammend betrachtet und demgemäß verworfen.

Wenn nun Verf. dabei nicht besonders kritisch verfahren zu sein scheint, und auch wohl in den Figuren eine geringe Zusammenziehung kenntlich ist, deuten jedoch mehrere Erfahrungen unzweifelhaft an, daß in der Synapsis ein besonders empfindliches Stadium vorliegt, das man zurzeit recht zu fixieren kaum hoffen kann.

Was aber Verf.s Leugnen der Konjugation von Fäden in der Synapsis betrifft, kann Ref. das nicht ohne weiteres anerkennen. Zwar gibt Ref. zu, daß in gewissen Objekten — und es mag wohl so in der vom Verf. untersuchten *Smilacina* sein — eine Konjugation gar nicht zu entdecken ist oder wenigstens nicht sicher behauptet werden kann, in andern Objekten (wie in den von Ref. selbst untersuchten Compositen und Ranunculaceen) lassen sich aber die Bilder von demselben Stadium nicht anders deuten, als daß darin eine paarweise Verschmelzung von Fäden vor sich geht. Eine Reservation gegenüber den von gewissen Seiten in übertriebener Weise verfochtenen Hypothesen über Elternchromosomen, deren Paarung und gegenseitiger Beeinflussung in der Prophase der heterotypischen Teilung usw., mag z. T. berechtigt sein, dagegen ist es unrichtig, einzelne negative Befunde zu generalisieren. Die heterotypische Teilung birgt sicherlich noch viele Geheimnisse, so daß es gegenwärtig unmöglich erscheint, alle Beobachtungen in nur einer Weise zu deuten.

H. Lundegård (Stockholm).

Strasburger, Eduard. Kernteilungsbilder bei der Erbse. In: Flora oder Allgem. Bot. Zeitung. Neue Folge. Bd. II. Hft. 1. 1911. S. 1—23. Mit 1 Taf.

In vorliegender Abhandlung wird Stellung genommen zu den Mitteilungen Němecs über Chromosomenreduktion in chloralisierten Wurzeln, die er in seinem Buche »Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw.« gemacht hat.

Verf. gibt einige Figuren der Metaphase der Reduktionsteilung bei *Pisum sativum* und vergleicht die angeblichen Reduktionsfiguren Němecs mit denselben. Zugleich hat Verf. selbst von neuem chloralisierte Erbsenwurzeln untersucht. Er kommt zu dem Resultat, daß in denselben Reduktionsteilungen nicht stattfinden, und erklärt das Verschwinden der didiploiden Zellen aus den chloralisierten Wurzeln nach gewisser Zeit (ebenso wie früher, 1907) so, daß sie in Dauerzustand übergehen oder degenerieren. Verf. bemüht sich, jedem einzelnen schwachen Punkt der Darstellung Němecs zu begegnen, und ist dabei, wie Ref. meint, im großen ganzen im Recht. Auch deutet er auf nicht wenige Widersprüche und Unklarheiten bei Němec. Ref. kann Verf. beistimmen, daß Němecs Figuren, die eine Reduktion darstellen sollen, recht unbefriedigend sind. Verf. deutet an, daß Němec niemals Synapsis oder andre charakteristische Merkmale der heterotypischen Teilung beobachtet hat. Er selbst hat viele Tausende einzelner Schnitte untersucht, kann also kein Stadium übersprungen haben.

Aus der polemischen Darstellung Verf.s sei folgendes Beispiel herausgegriffen. Němec stützt bekanntlich seine Annahme der vegetativen Reduktion u. a. darauf,

daß Zell- und Kerngröße in einer bestimmten Relation zueinander stehen (hier denke man nur an das Wurzelspitzengewebe). Verf. teilt nun mit, daß bei *Melandryum rubrum* normalerweise sehr auffallende Schwankungen in der Zell- und Kerngröße sowie dem Chromatingehalt der Kerne auftreten. Treffend ist auch Verf.s Bemerkung: »Was soll auch in Wirklichkeit eine besonders groß geratene Zelle für eine Veranlassung haben, ihre syndiploide Chromosomenzahl herabzusetzen. Viel eher könnte man erwarten, daß in einer Zelle, die aus irgendwelchem Grunde zu klein für ihren syndiploiden Kern geworden ist, sich solche Neigungen geltend machen können.«

Stimmen wir also mit dem Verf. in seiner Kritik der betreffenden Darstellungen Němecs überein, scheint es jedoch Ref. geboten, in prinzipieller Hinsicht auf folgendes hinzudeuten. Verf. hält sich, wie es scheint, bei Beurteilung der Frage, ob eine wirkliche Reduktion stattgefunden hat oder nicht, allzusehr an die bei der normalen Reduktionsteilung beabachteten morphologischen Tatsachen. A priori ist ja keineswegs ausgeschlossen, daß nicht eine Reduktion ohne die bekannten morphologischen Merkmale stattfinden könnte. Wie eine solche Reduktion stattfände, wäre natürlich nicht im voraus zu sagen.

Nach Němec soll der von ihm behauptete direkte Reduktionsvorgang in der Weise vor sich gehen, daß je zwei Chromosomen mit ihren Enden verschmelzen, aber Verf. begegnet ihm damit, daß auch normal bisweilen solche Endverklebungen zu beobachten sind, aber nichts zu bedeuten haben, weil die sämtlichen Chromosomen noch da sind. Ja. nach der Individualitätshypothese kann man so sagen. und nach derselben tritt in dieser Weise keine Reduktion in essentiellem Sinne ein. Aber wäre nicht eine Massenreduktion, eine quantitative Reduktion in dieser Weise denkbar? Zwei verschmolzene Chromosomen sind jedoch physikalisch als eins anzusehen, und die Chromosomen als solche haben ja ein begrenztes Wachstum. Damit ist nun nicht gesagt, daß Němec das Stattfinden einer solchen Reduktion wirklich bewiesen hat. Ref. will nur darauf hindeuten, daß man vielleicht nicht allzu sehr mit den theoretischen Tatsachen der Chromosomenindividualität und Vererbungsträger laborieren darf; oder fordern, daß eine Reduktion der Chromosomenzahl auch in abnormen Fällen nach dem Schema der heterotypischen Teilung mit darauf folgender homoeotypischer Teilung verlaufen wird. Denn die inneren Bedingungen können ja in verschiedenen Geweben verschieden sein. Nebenbei sei bemerkt, daß die Begriffe »Reduktion der Chromosomenzahl« und »Massenreduktion« nicht hinreichend präzisiert sind, was ihre Beziehungen zu einander betreffen. Verf. beschreibt selbst Reduktionen in abnormen Geweben, »Diminutionsteilungen«, wie er sie nennt, bei welchen die Merkmale der heterotypischen Teilung nicht zu entdecken sind.

Auch die didiploiden Zellen sind unzweifelhaft als abnorm zu betrachten, auch wenn sie, wie Verf. mitteilt und Ref. übrigens bestätigen kann, bisweilen in normalen Wurzeln auftreten.

Es ließe sich auch denken, daß eine Reduktion nicht auf einmal, sondern in Etappen stattfände. Zu bemerken ist, daß auch normalerweise die Chromosomenzahl in vielen Fällen nicht völlig konstant ist, sondern um ein Mittel schwankt.

Nun, solches und andres mehr fällt einem ein, wenn man über das Schicksal der abnormen, didiploiden Zellen reflektiert, und sei nur angeführt, um hervorzuheben, daß ein Zurückgehen zu normaler Chromosomenzahl auch ohne die Merkmale der normalen Reduktionsteilung denkbar ist. Was nun aber das vorliegende Tetradenmaterial betrifft, muß man im Einverständnis mit dem Verf. sagen, daß eine Reduktion in der einen oder der andern Weise nicht einwandfrei bewiesen ist.

Ref. glaubt, daß noch manches über chloralisierte Wurzeln aufgeklärt werden muß, dem man bisher nur wenig Aufmerksamkeit gewidmet hat. Man kann sich wohl vorstellen, daß zurzeit hier so viel zusammentrifft, sowohl Tatsachen wie Theoretisches, daß eine gründliche Bearbeitung und Aufklärung wohl nötig erscheint.

H. Lundegård (Stockholm).

Schweidler, Jos. Heinr. Über traumatogene Zellsaft- und Kernübertritte bei *Moricandia arvensis* DC. In: Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLVIII. Hft. 5. S. 551—590. 1 Taf.

Verf. hat beobachtet, daß bei Verletzung der Blätter von *Moricandia arvensis* der Zellinhalt hypoepidermaler Idioblasten durch die intakte Membran in die Nachbarzellen (Epidermiszellen) eintritt. Wahrscheinlich geschieht der Durchtritt durch Membranporen. Auch der Zellkern kann in dieser Weise hindurchgepreßt werden, ähnlich wie es Miehe vor einigen Jahren nachwies.

Verf. führt diese Durchpressung des Zellinhalts, die momentan vor sich geht, auf Turgordifferenzen zurück. Er diskutiert in Zusammenhang damit die Frage nach der schädlichen Wirkung der gebräuchlichen Fixierungsmittel und findet, daß in vielen Fällen durch allmähliche Tötung (einseitiges Eindringen) Kernübertritte usw. hervorgerufen werden können. In der cytologischen Literatur liegen bekanntlich ähnliche Angaben zahlreich vor, und Verf.s Erklärung scheint ja plausibel zu sein.

Ferner behauptet er, daß die Oogamie bei den Pilzen durch ähnliche Turgordifferenzen verursacht werden kann. Bei diesen Befruchtungsprozessen geht bekanntlich der männliche Kern durch die Zellwandung in die weibliche Zelle hinüber. Auch für die Entstehung der Pfropfbastarde könnten ähnliche Erscheinungen eine Rolle spielen.

Die Zukunft hat zu entscheiden, in wie weit diese Behauptungen der Wirklichkeit entsprechen werden.

H. Lundegård (Stockholm).

Mencl, Em. Nachträge zu den Kernstrukturen und Kernäquivalenten bei Bakterien. In: Archiv f. Protistenkunde. Bd. XXI. Hft. 3. 1911. S. 255—262. 1 Taf.

Verfasser beschäftigt sich damit, in einigen Bakterienformen (einigen nicht näher bestimmten Formen und *Azobacter chroococcum*) Zellkerne nachzuweisen.

Er sieht also chromatische Klumpen und Spiralen und Doppelbildungen, die als Kerne bzw. Teilungszustände von Kernen angesprochen werden.

Die Diskussion, ob die Bakterien einen »echten« Kern haben oder nicht, ist ziemlich trostlos, weil man keine genaue Definition von dem Begriff »Kern« geben kann. Verf. sucht nun etwas zu gewinnen, indem er sagt: »der Begriff ‚Zellkern' ist ein morphologischer, kein chemischer Begriff — und zwar so, daß ein Körper, dessen Teilung direkt die Teilung des Plasmas verursacht, ein Kern ist« (S. 257). Nun, gegen letzteres ist einzuwenden, daß bei höheren Organismen Kernteilung vielfach ohne Zellteilung eintrifft. So bei der Furchung vieler Eier und in Embryosackwandbelagen. Verf.s Definition ist also wenigstens nicht allgemein brauchbar. Noch weniger wird sie es, wenn wir bedenken, daß auch Chromatophoren und andre Plastiden dem Kern morphologisch völlig entsprechen können, und daß z. B. bei *Anthoceros* und

andern Lebermoosen oder in den Makrosporenmutterzellen von *Isoëtes* die Teilung des Zellkörpers ebensowohl durch direkte Wirkung der Kerne wie der Chromatophoren ausgeführt gedacht werden kann. Denken wir ferner an die tierischen Centrosomen, die bisweilen sogar ohne Anwesenheit des Kernes eine Zerteilung des Zellleibs »direkt« bewirken können, so leuchtet ohne weiteres ein, daß »Zellkern« kein nur morphologischer Begriff sein kann. Wie ist er denn zu definieren? fragt man vielleicht.

Ja, dies ist hier nicht der Ort auseinanderzusetzen. Wie die Sachen jetzt stehen, versteht sich aber, daß man die chromophilen Körner in der Bakterienzelle, die auf Nuclein reagieren (s. Fischer, Vorlesungen über Bakterien, 2. Aufl., S. 7), wohl als eine Art von Kernen ansehen mag, damit ist aber gegenwärtig nicht viel gewonnen. Mitosen- und spiremähnliche Strukturen können nichts über eventuelle Kernnatur aussagen, denn morphologische Analogien findet man auch zwischen dem »Centralkörper« bei den Cyanophyceen, sowie den »Nebenkörpern« der Protisten usw. und den Kernen der höheren Bionten. Und nach Němec (Ber. d. d. Bot. Gesellsch. 1908), den Verf. zitiert, kann man in berührter Hinsicht nicht auf die chemische Natur bauen, weil die bisherigen chemischen Methoden (Verdauung) fehlschlagen können.

Es bleibt also, wie man sieht, nichts übrig, und man lernt daraus, daß morphologische oder physikalische Tatsachen allein niemals und die chemischen Tatsachen heute nicht genügen, um die Kernnatur zu entscheiden. Der Kern ist eine hoch individualisierte Bildung mit einem eigenartigen Stoffwechsel, und ehe wir seine Individualität nicht genauer kennen, sind alle Homologisierungen ziemlich wertlos.

H. Lundegård (Stockholm).

Fries, Rob. E. Über die cytologischen Verhältnisse bei der Sporenbildung von *Nidularia*. In: Zeitschr. f. Botanik. 3. Jahrg. Hft. 3. S. 145—165. 2 Taf.

Verfasser ist der Ansicht, ähnlich wie es vorher Maire u. a. für die Basidiomyceten behauptet hat, daß in den Basidien von *Nidularia* ein Reduktionsteilungsvorgang vonstatten geht. Die Belege sind in dem Folgenden erwähnt.

Die vegetativen Hyphen sind zweikernig. In den jungen Basidien verschmelzen die beiden Kerne, und in dem Fusionskern zeigt sich bald eine ähnliche Zusammenziehung des Chromatins wie in dem Synapsisstadium der heterotypischen Teilung bei höheren Pflanzen. Nach einem spiremähnlichen Stadium folgt ein Doppelfadenstadium, dann eine Art Diakinese. Die Komponenten jeden Paares sollen dann in den Anaphasen nach verschiedenen Polen gehen. Die Chromosomenzahl in dieser Teilung konnte nicht mit Sicherheit in allen Fällen bestimmt werden. In gewissen Fällen hat Verf. jedoch konstatiert, daß je drei Chromosomen nach den beiden Polen wandern. Die Tochterkerne teilen sich noch einmal, worauf sie in die dann ausgebildeten Sporen einwandern.

Verf. behauptet — wie gesagt — daß die beiden Teilungen des Fusionskerns der heterotypischen und der homoeotypischen Teilung bei den höheren Pflanzen entsprechen, und daß also die beobachteten paarigen Bildungen in der Prophase der ersten Teilung echte Chromosomenpaare oder Gemini sind.

Wenn nun Ref. keineswegs die Beweiskraft gewisser vom Verf. herangezogener Analogien verringern will, scheint es ihm jedoch geboten, auf einige Mängel hinzudeuten. Verf. hat also nicht die Chromosomenzahl bei der vegetativen Teilung bestimmen

können — was wohl unmöglich ist, denn die somatischen Kerne sind sehr klein. Ferner weiß er nichts über die Vorgänge in den präspirematischen Stadien.

Die Annahme von Doppelchromosomen oder Gemini bei gewissen höheren Pflanzen und Tieren begründet sich vornehmlich eben auf die Beobachtung eines Konjugationsprozesses in der frühen Prophase (Synapsis, Leptonema), dazu genügt aber nicht nur das Konstatieren von Doppelfäden in der späteren Prophase oder von Diakinesefiguren. Denn Doppelfäden und Diakinesefiguren können auch in den somatischen Teilungen beobachtet werden — nach Referents eigner Erfahrung. Muß man also sehr vorsichtig mit Homologisierungen einzelner Stadien sein (vgl. die vorstehenden Referate über Lawson, Strasburger und Mencl), so kann andrerseits nicht geleugnet werden, daß solche z. T. berechtigt sind. Besonders ist dies der Fall mit dem sogenannten Synapsisstadium, das ein fast ausschließliches Kennzeichen der heterotypischen Teilung zu sein scheint. Ehe man jedoch zu der Beantwortung des Wie der Reduktionsteilung schreitet, muß man wissen, ob die Chromosomenzahl überhaupt hier reduziert wird, und dies kann nur durch genaue Zählungen der vegetativen Chromosomenzahl und der Anzahl der Chromosomen in derAnaphase der angeblichen Reduktionsteilung geschehen.

H. Lundegård (Stockholm).

Miyake, K. The development of the Gametophytes and Embryogeny in *Cunninghamia sinensis.* In: Beihefte z. bot. Centralblatt. Bd. XXVII. Hft. 1. Abt. 1.

Aus dieser vornehmlich embryologischen Arbeit erwähnen wir nur, daß nach Verf. in den Pollenmutterzellen und Makrosporenmutterzellen Reduktionsteilungen (mit Synapsis usw.) vor sich gehen. Die haploide Chromosomenzahl ist 12.

Bei der Befruchtung verschmelzen die Geschlechtskerne nicht sogleich, sondern gehen gesondert in die erste Teilungsspindel ein, ähnlich wie es Miss Ferguson vor einigen Jahren bei *Pinus* beschrieb.

H. Lundegård (Stockholm).

Marcora, F. Über die Beziehung zwischen dem Binnennetze und den Nisslschen Körperchen in den Nervenzellen. In: Anat. Anz. Bd. XXXV. 1910.

Verf. gelangt mittels eines neuen Versilberungsverfahrens zu dem Ergebnis, daß das Binnennetz den achromatischen Teil des Plasmas einnimmt und die in den dazwischen befindlichen freien Stellen liegenden Nissl-Schollen umfaßt. Beide stehen also in keiner morphologischen Beziehung zueinander.

Erhard (München).

Sala, G. Über Regenerationserscheinungen im centralen Nervensystem. In: Anat. Anz. Bd. XXXIV. 1909.

Wird bei aseptischer Gehirnverletzung die Kontinuität des Achsencylinders der Pyramidenzellen in einem gewissen Abstand vom Zellkörper unterbrochen, so zeigt dieser Abschnitt eine von Fibrillen erfüllte, keulenförmige Verdickung. Der daran anschließende, homogen aussehende Teil des Achsencylinders fällt der Entartung an-

heim und zwar bei jungen Tieren nach 46 Stunden, bei alten nach 3—5 Tagen. Nach 10 Tagen büßt der Achsencylinder seine keulenförmige Gestalt ein und die Fibrillen rücken von ihm aus weiter vor. Etwa vom 14. Tag an gehen von da sich verzweigende Fibrillen aus.

Erhard (München).

Vecchi, A. Di una fine particolarità di struttura della cellula deciduale. In: Anat. Anz. Bd. XXXIV. 1909.

Daß die Verbreitung des Golgi-Netzes nicht nur auf Ganglienzellen beschränkt ist, zeigt eine Bemerkung des Verfs., nach der z. B. Brugnatelli diese Bildung im Epithel der Nierenkanälchen, Stropeni in Leberzellen, Perroncito in Spermazellen und Negri in der Pancreas, der Thyreoidea und der Epididymis gefunden haben. Verf. beschreibt den »apparato reticolare« in den Deciduazellen der menschlichen Placenta. Derselbe umgibt in einigem Abstand sowohl vom Kern wie von der Zelloberfläche den ersteren, zuweilen ringsherum, zuweilen nur hufeisenförmig. Nie reicht er zur Zelloberfläche heran, ist also nicht mit den von Holmgren unter dem Namen »Trophospongien« beschriebenen Bildungen zu identifizieren.

Erhard (München).

Legendre, R. Recherches sur le réseau interne de Golgi des cellules nerveuses des ganglions spinaux. In: Anat. Anz. Bd. XXXVI. 1910.

Verf. untersucht, ob Beziehungen zwischen dem Golgi-Netz und den Nissl-Schollen bestehen. Morphologisch ist das Golgi-Netz nach seiner Darstellung bei den verschiedenen Tieren von sehr verschiedenem Aussehen. Beim Hund z. B. ist es fein und scharf konturiert, beim Reh dagegen durch grobe unregelmäßige Körner ersetzt, während die Spinalganglien des Hasen, Meerschweinchens und der Wanderratte Zwischenstufen zwischen diesen beiden Extremen zeigen. Verf. unterscheidet drei Verteilungsarten von Binnennetz und Nissl-Schollen: 1. Zellen mit dichtem Binnennetz ohne Nissl-Substanz, 2. solche mit chromatophiler Substanz ohne Golgi-Netz, 3. solche, die beide Bestandteile enthielten. In letzteren nehmen beide den gleichen Raum im Plasma ein. Ein umgekehrtes Mengenverhältnis von Nissl-Substanz und Golgi-Netz besteht häufig, doch haben Zellen mit grobem Silbergerüst grobe Schollen und umgekehrt.

Bekanntlich lösen Alkalien die chromatophile Substanz, bzw. machen sie unfärbbar. Verf. wandte eine 1%ige ammoniakalische Lösung vor, während oder nach der Fixierung auf Spinalganglien an, wobei das Ganglion der andern Seite zur Kontrolle diente. Im betroffenen Ganglion konnte nie ein Golgi-Netz dargestellt werden.

Elektrisch gereizte Ganglien zeigen ein wenig verzweigtes, nur mehr an der Oberfläche der Zelle gelegenes, teilweise zerrissenes Binnennetz, während die Kontrollzellen ein dichtes, bis zum Kern reichendes Netz erfüllte. Analog »zeigen die Versuche von Hodge, Vas, Lambert, Lugaro, Pugnat, Pick usw. unter den gleichen Bedingungen ein vom Centrum ausgehendes Verschwinden der chromatophilen Substanz, wobei nur an der Peripherie eine Körnchenanhäufung erhalten bleibt«. Transplantierte Spinalganglien ergaben bei Golgi- und Nissl-Methode folgendes: »die Veränderungen der chromatophilen Substanz und des Binnennetzes laufen parallel. In einigen Zellen zerfällt das Netz gegen die fünfte Stunde in kleine Körnchen, diese Veränderung er-

scheint in einer größeren Zahl von Zellen gegen die siebente Stunde, zu welcher Zeit einige schon homogen sind; in der 24. Stunde besitzen fast alle Zellen weder ein Netz noch Schollen und sind homogen.« Marinesco und Nageotte haben gleichfalls die Unfärbbarkeit nach dieser Zeit beobachtet. Auf Grund dieser Analogien stellt der Verf. die Frage, ob es nicht möglich wäre, das durch den Silberniederschlag gefärbte Netz dem »protoplasma supérieur«, Kinoplasma oder Ergastoplasma zu vergleichen.

Erhard (München).

Lenhossék, M. v. Über die physiologische Bedeutung der Neurofibrillen. In: Anat. Anz. Bd. XXXVI. 1910.

Bezeichnend für die Neurofibrillen ist die im Vergleich zum Tigroid größere Widerstandsfähigkeit bei pathologischen Einflüssen. Ihre quantitative Ausbildung ist zuweilen viel zu groß, als es eine Stützfunktion verlangen würde, bleibt ja, wenn man andern Zellbestandteilen allein die Leitung zuspricht, bei den höchst entwickelten Nervenzellen »viel zu wenig übrig als Substrat der eigentlichen nervösen Vorgänge«. »Es ergibt sich ein zu schreiendes Mißverhältnis zwischen dem Stützsystem und dem zu Stützenden.«

Gegen ihre leitende Funktion spricht, daß ihre Anordnung vom Leitungsstandpunkt aus betrachtet geradezu »unphysiologisch ist«. »Was sollen die Neurofibrillen bedeuten, die in den Dendriten, oft ziemlich weit vom Zellkörper, von einem Ast in den andern umbiegen?« Warum haben Dendriten so viele zuleitende, der Neurit so wenig ableitende Fibrillen? Ob im Achsencylinder die Fibrillen ohne Zwischenverbindungen, wie man für die Leitung postulieren müßte, laufen, ist nicht bewiesen. Gesetzt den Fall, sie liefen unabhängig voneinander, so steht doch fest, »daß in den peripherischen Endausbreitungen der Wirbeltiere . . . die Neurofibrillen vielfach, vielleicht sogar durchgehend, Netze und Schlingen bilden.« Diese »stellen förmliche Sackgassen dar, aus denen die Erregung nicht heraus und in die sie nicht hinein kann.« Gerade Apathys Objekte, die Hirudineen und *Lumbricus* zeigen eine »starre Regelmäßigkeit« der Fibrillierung, die »viel mehr den Eindruck einer mechanischen Struktur macht«. Sollte das in den ungemein dicken Achsencylindern von *Hirudo* und *Lumbricus* geborgene einzige axiale Fädchen »einzig und allein das ‚eigentlich Nervöse' in der dicken Faser darstellen?«

Das Auswachsen der Nervenfortsätze, das Verf. im Sinne von His sich vorstellt, ist für ihn teils auf chemotaktische Anziehung, teils auf vererbte innere Organisation der Neuroblasten zurückzuführen. Ohne Einfluß sind dabei im Gegensatz zu His die Richtung gebenden Gewebslücken, da sonst der Verlauf des Achsencylinders ein gewundener sein müßte. Vorgebildete richtende Lücken können auch deshalb nicht maßgebend sein, da nach Harrison bei Kaulquappen, denen vor Entstehung der Nervenfasern das Neuralrohr entfernt wurde, durch das an dessen Stelle neugebildete Mesenchym vom Gehirn aus ungestört Achsencylinder durchwachsen und durchschnittene Faserenden sich nach Cajal u. a. regenerieren, indem sie sich selbst durch Blutgerinnsel, Bindegewebe und Muskeln ihren Weg bahnen können. Nach Lenhossék benutzt der vordringende Achsencylinder Lücken, wenn sie vorhanden sind, im andern Falle bahnt er sich gewaltsam seinen Weg. Mechanisch ist der starre Fortsatz wohl imstande, das weiche Gewebe beiseite zu drängen oder zu durchsetzen, und vielleicht wirkt der Wachstumskolben dabei auch chemisch plasmolytisch auf fremde Protoplasmateile ein.

Held fand, daß schon im fortsatzlosen Neuroblasten des Hühnchens ein Neuroreticulum entsteht. In der sich peripher zuspitzenden Zelle rückt der Kern peripherwärts und in diesem kegelförmigen Teil der Zelle bildet sich (vielleicht aus Chondriokonten) das Neurofibrillengitter. Jetzt erst entsteht der eigentliche, von Anfang an fibrillär strukturierte, an seinem Ende keulenförmig angeschwollene Fortsatz. Der Kern rückt in die Zellmitte, die Fibrillen umwachsen ihn, Neurofibrillenfortsätze wachsen in sich zackenförmig bildende Zellfortsätze aus, und so entstehen die gleichfalls von Anfang an neurofibrillär differenzierten Dendriten. Die starren Fibrillen haben Dendriten wie Neurit vorgestülpt. Für ihre Widerstandsfähigkeit spricht u. a., daß sie an intrauterin abgestorbenen Hühnerembryonen, deren Zellen eine detritusartige Masse bildeten, noch intakt waren.

Da die Neurofibrillen zu einer Zeit auftreten, da von einer Leitung noch nicht die Rede sein kann, sind sie »Bildungen, die in erster Reihe auf die Erscheinungen der Histogenese der Nervenelemente, speziell auf die Entwicklungsweise der Dendriten und Nervenfasern, und nicht auf eine bestimmte Funktion der fertigen Nervenelemente bezogen werden müssen«. »Die Neurofibrillen sind also in erster Reihe Stützgebilde, aber nicht in Beziehung auf die entwickelten Nervenelemente, sondern auf die in Entwicklung begriffenen.«

Der Einwand: Wie kann die Stütztheorie erklären, daß sich schon im Zellkörper des Neuroblasten das Netz bildet, wird widerlegt, wenn man dieses genetisch als Matrix, statisch als Fixpunkt der peripheren Fibrillen auffaßt. Auf den zweiten Einwand, warum dauernd die nur embryonal wirksamen Fibrillen in der Zelle bleiben, läßt sich erwidern, daß es analog genug andre embryonale Reste im Organismus gebe. Schwerwiegender ist die Antwort, »daß das Neuron an diesem Fibrillenapparat eine Einrichtung besitzt, die es in den Stand setzt, wann immer im Laufe des Lebens im Falle einer Läsion, einer Unterbrechung seiner Kontinuität den Vorgang der ersten, embryonalen Bildung in Gestalt der regenerativen Prozesse zu wiederholen und dadurch seine Integrität wiederzuerlangen«. Dafür sprechen die Tatsachen der Regeneration, die stets ein Auswachsen vom centralen Teil aus erkennen lassen. Mag die Stützfunktion auch nicht die allereinzige sein, die die Neurofibrillen zu erfüllen haben, so sprechen doch alle Tatsachen dafür, daß sie die wesentliche ist.

Erhard (München).

Bethe, A. Die Beweise für die leitende Funktion der Neurofibrillen. In: Anat. Anz. Bd. XXXVII. 1910.

Für die leitende Funktion der Neurofibrillen sprechen: 1. Die Kontinuität der Fibrillen und 2. die Unterbrechung der Perifibrillärsubstanz an den Ranvierschen Einschnürungen. Da das leitende Element vom Centrum zur Peripherie kontinuierlich ziehen muß, fallen die Scheiden für diese Funktion weg. Das Protoplasma kommt auch nicht in Betracht, da es innerhalb des Leitungswegs mehrmals seinen Habitus ändert. Demnach bleiben nur die Neurofibrillen. Punkt 2 wird dadurch bewiesen, daß bei Einwirkung schrumpfender Agentien auf markhaltige Nerven der Achsencylinder innerhalb des Markfachs zusammenschnurrt, an der Einschnürung dagegen daran verhindert wird. Komprimiert man ferner einen markhaltigen Nerven, so wird Mark- und Perifibrillärsubstanz von der Druckstelle aus nach beiden Seiten fortgedrängt. Die dadurch entstehende Schwellung der Markscheide reicht naturgemäß nur bis zur nächsten Ranvierschen Einschnürung. »Aber auch die Anschwellung des

Achsencylinders durch die fortgedrückte Perifibrillärsubstanz findet an der nächsten Einschnürung unvermittelt ihr Ende.« Daraus folgt, daß eine vollständige Unterbrechung der Perifibrillärsubstanz an der Ranvierschen Einschnürung stattfindet, sie also nicht das leitende Element sein kann.

Physiologisch hält Verf. die leitende Rolle der Neurofibrillen dadurch für bewiesen, daß er die Übertragungszeit im verkürzten wie gedehnten Bauchmark des Blutegels gleich groß fand, wobei die Neurofibrillenlänge gleich, die Nervenfaserlänge verschieden ist. Mit Apáthy nimmt Verf. dabei gegen Lenhossék an, daß es Nervenfasern gibt, die die Ganglienkette der Länge nach ununterbrochen durchziehen. Beweisend sind außer dem Umstand, daß die primäre Fibrillenfärbbarkeit als erstes Degenerationszeichen gleich nach Eintritt der Unerregbarkeit verschwindet, bei Degeneration die Fibrillen vor Trübung der Perifibrillärsubstanz körnig zerfallen, die primäre Färbbarkeit bei experimentell gesetzten Funktionsstörungen sich verändert, vor allem Kompressionsexperimente. Durch sie konnte die Perifibrillärsubstanz fast ganz aus dem Achsencylinder herausgedrängt sein, ohne daß die betreffende Kompressionsstelle leitungsunfähig wurde. »Leitungsunfähigkeit tritt erst ein, wenn sich auch Veränderungen in der Färbbarkeit der Neurofibrillen zeigen. Die Rechnung ergibt, daß die Perifibrillärsubstanz auf mindestens $^1/_{200}$ reduziert werden kann, ohne daß eine Funktionsstörung eintritt.« Verf. hält vollauf an der Lehre von der leitenden Natur der Neurofibrillen fest.

Erhard (München).

Hoven, H. Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. Du rôle du chondriome dans la sécrétion. In: Anat. Anz. Bd. XXXVII. 1910.

Die Altmannschen Fäden erwiesen sich im Pancreas identisch mit den Chondriosomen von Meves und Regaud. Die Secretion geschieht, indem die Chondriosomen hauptsächlich an ihrem distalen Ende sich in Körnchen auflösen, die die Vorstufen des Secretes bilden. Die Regeneration des Chondriosomen geschieht wahrscheinlich nicht durch Längsteilung — wenngleich Bilder angetroffen wurden, die eine solche vermuten lassen — sondern durch Erneuerung vom proximalen Teil der Zelle aus.

Erhard (München).

Smallwood, W. M. and Rogers, C. G. Studies on Nerve Cells. III. Some metabolic Bodies in the Cytoplasm of Nerve Cells of Gasteropods, a Cephalopod, and an Annelid. In: Anat. Anz. Bd. XXXVI. 1910.

Die Untersuchung bezieht sich auf die Ganglienzellen verschiedener auf Bermuda gesammelter Mollusken und die von *Semiscolex*. Außer pigmentierten und unpigmentierten Körnern waren allen Zellen Vacuolen eigen. Diese sollen beim Stoffwechsel der Zelle eine Bedeutung haben, indem die in ihnen eingeschlossenen Körnchen bei intensiver Tätigkeit oder bei Hunger aufgebraucht werden sollen. (Allem Anschein nach handelt es sich jedoch bei diesen Vacuolen in Analogie mit den bekannten Schrumpfungsbildern, welche schlecht fixierte flüssigkeitsreiche Ganglienzellen — z. B. von Gastropoden — zeigen, um Kunstprodukte. Ref.)

Erhard (München).

Dolley, D. H. The pathological Cytology of surgical Shock. 1. Preliminary Communication. The Alterations Occurring in the Purkinje Cells of the Dog's Cerebellum. In: The Journ. of Medic. Research. Vol. XX. Nr. 3. 1909. — 2. The Numerical Statement of the Upset of the Nucleus-plasma Relation in the Purkinje Cells. Ibid. Vol. XXII. Nr. 2. 1910. The morphological Changes in Nerve Cells resulting from Over-Work in Relation with experimental Anemia and Shock. Ibid. Vol. XXI. Nr. I. 1909.

Durch einen chirurgischen Eingriff wurde der Darm von Hunden frei gelegt und gereizt, wodurch die Purkinjeschen Zellen des Kleinhirns alteriert wurden, die nachher zur Untersuchung dienten. Bei Beginn des Reizes erfolgt eine Zunahme, bei fortgesetztem Reiz eine Abnahme des chromatischen Materials. Es verschwindet dabei zuerst das Chromatin des Kernes, teils indem es sich aufbraucht, teils indem es ins Plasma diffus austritt, wobei lange Zeit das Kernkörperchen intakt bleibt. Später verschwindet der Nucleolus und wird auch das extranucleäre Chromatin — worunter Verf. ausgestoßenes Kernchromatin und Nissl-Substanz versteht — vollständig aufgebraucht. Bei diesen Vorgängen wird das Cytoplasma vacuolisiert, sein Reticulum löst sich auf und die Zellen erreichen das zwei- bis dreifache ihrer ursprünglichen Größe. Dadurch tritt eine Verschiebung der Kern-Plasmarelation zugunsten des Plasmas ein, was aus den zahlreichen beigegebenen Tabellen näher ersichtlich ist. Die Kernmembran geht endlich zugrunde, endweder durch plötzliches Bersten oder durch allmähliche Auflösung.

Verf. glaubt aus diesen pathologischen Ergebnissen auch Schlüsse auf die normale Funktion der Nervenzellen ziehen zu dürfen. Vor allem identifiziert er die Nissl-Substanz im Anschluß an die Arbeiten Hertwigs und Goldschmidts mit Chromidien. Scott hatte ja bekanntlich (Transactions of Canad. Institute, Vol. VI, 1899) den mikrochemischen Beweis — besonders durch Pepsinverdauung der Zellen — zu erbringen versucht, daß die Nissl-Substanz der Nervenzellen sich chemisch gleich dem Kernchromatin verhält. Dem fügt Dolley den Austritt des Kernchromatins und seinen unmittelbaren Übergang in die Nissl-Schollen hinzu. Für ihn ist die an der pathologischen Nervenzelle beobachtete Veränderung nur der verstärkte Ausdruck der normalen Funktion. Diese besteht also in einem ständigen Austritt von Kernchromatin, das sich zur Nissl-Substanz umbildet, die den »funktionellen Kern« der Zelle darstellt.

Erhard (München).

Maximow, A. Über embryonale Entwicklung der Blutzellen bei Selachiern und Amphibien. In: Verhandl. d. anat. Ges. z. Brüssel 1910.

Verf. bespricht hier kurz seine umfassenden Untersuchungen über die Blutzellenentwicklung bei Anuren und Selachiern. Aus dem Blutzellenstrang von *Rana* entstehen die hämoglobinhaltigen primitiven Erythrocyten, während sich die Wanderzellen, und zwar sowohl die großen, basophilen amöboiden Großlymphocyten wie die kleinen Lymphocyten aus dem Mesenchym herleiten. Lymphocyten, die sich dann im interstitiellen Gewebe der Vor- und Urniere und in den Scheiden der Art. mesenterica angesammelt haben, bilden sowohl kleine Lymphocyten als auch »acidophile Spezialmyelocyten und Spezialleucocyten mit polymorphem Kern und grobgranulierte eosino-

phile Zellen, ebenfalls Myelocyten und reife Leucocyten.« Aus den im Blut kreisenden Lymphocyten entstehen die Thrombocyten einerseits, die sekundären Erythrocyten andrerseits. Im extravasculären Knochenmark bilden sich Mesenchymzellen erst in Lymphocyten um, aus denen wiederum Spezialgranulocyten und eosinophile Granulocyten hervorgehen.

Bei Selachiern bilden die centralen Mesoblastzellen amöboide, basophile Zellen, die peripheren Endothelzellen. Im Innern der Dottergefäße entstehen die primitiven Erythrocyten; ein Teil von ihnen wird zu großen Lymphocyten. Außerhalb der Gefäße entstehen gleichfalls große Lymphocyten. Die Gefäße der Area vasculosa sind die Bildungsstätte der primitiven Erythrocyten wie der großen Lymphocyten, letztere werden weiterhin zu Thrombocyten. Die in den extravasculären Räumen befindlichen Lymphocyten ergeben zum Teil acidophile polymorphkernige Spezialgranulocyten. Solche und eosinophil gekörnte Zellen entstehen auch im interstitiellen Gewebe der Urniere. Verf. kommt zu folgendem interessanten Gesamtergebnis: »Jedenfalls erscheint auf Grund der erörterten Tatsachen die monophyletische Theorie der Hämatopoëse auch für die niederen Wirbeltiere gesichert. Auch hier existiert überall im Bindegewebe und im Blut eine sehr polymorphe, wandernde, indifferente Mesenchymzelle mit mannigfaltiger Entwicklungspotenz, der Lymphocyt, und aus ihm gehen, je nach den äußeren Bedingungen, in denen er sich befindet, entweder nur Lymphocyten, oder verschiedene Wanderzellenformen des Bindegewebes, oder Granulocyten, oder endlich Erythrocyten hervor.«

Erhard (München).

Kolačev, A. Über den Bau des Flimmerapparats. Arch. f. mikr. Anat. In: Bd. LXXVI. 1910.

Die Angaben des Verf. über den Bau des Flimmerapparats weichen von meinen eignen, teilweise am gleichen Objekt gemachten Beobachtungen (Arch. f. Zellforsch. Bd. IV, 1910) in so vielen Punkten ab, daß ich zu einer eingehenden Kritik auf die beiden Originale verweise. Hier nur so viel über Kolačev: Die Flimmerhaare sind nach ihm nicht homogen, sondern bestehen aus »niedrigen, dunkel gefärbten Scheiben, die durch breitere, schwach gefärbte Abschnitte getrennt sind.« Daß es sich dabei nicht um Kunstprodukte bei der Fixierung handelt, glaubt Verf. dadurch zu beweisen, daß er dies auch an frischen oder fixierten Präparaten ohne Färbung »bisweilen, wenn auch nicht deutlich wahrnehmen« konnte. Bei Methylenblauzusatz trat diese Struktur deutlich hervor. Beim Nachweis mit der Eisenhämatoxylinmethode »bestand eine nicht geringe Schwierigkeit darin, den entsprechenden Moment bei der Extraktion abzupassen.« Nur Fig. 1 zeigt diese Strukturen, denn auf dem Stadium, auf dem Zellstrukturen normal gefärbt sind, waren schon alle diese Strukturen aus den Cilien verschwunden.

Die Faserwurzeln sind nach Kolačev »varikös«. Dies ist oft so sehr der Fall, »daß die Fäden selber als Reihen von in gewissen Abständen angeordneten Körnern erscheinen.« Von den Varikositäten gehen »Sprossen ab, die die Fibrillen miteinander verbinden«.

Die Wurzelfasern entstehen aus dem protoplasmatischen Netzwerk, indem sich dieses längs streckt.

Sie dienen nach dem Verf. »zur Zufuhr von Ernährungssubstanzen«, wobei ihre Stützfunktion nicht ausgeschlossen sein soll. Die von mir angegebenen Verkürzungen

von faserwurzelhaltigen Cilien in Medien von größerer Viscosität, in denen faserwurzellose sich jedoch nicht verkürzten, Beobachtungen, die auf Grund von hunderten von Messungen erzielt wurden und auf Grund deren ich der Anwesenheit der Faserwurzeln die Verkürzungen zuschrieb (l. c. S. 406—415), glaubt der Verf. dadurch zu widerlegen, daß er, da zufällig die faserwurzellosen Zellen an sich kürzer waren, einfach sagt: Es kann »angenommen werden, daß die kürzeren Flimmerhaare an und für sich dermaßen konstruiert sind, daß sie einer Verkürzung unfähig sind«. Seine Kritik meiner Versuche schließt mit den Worten, die hier höher gehängt werden sollen: »Seine andern weniger wissenschaftlich angestellten Versuche haben einen mehr zufälligen Charakter; Verfasser selber schreibt ihnen augenscheinlich keine entscheidende Bedeutung zu«.

Erhard (München).

Nemiloff, A. Zur Frage über den feineren Bau der varikösen Verdickungen an den marklosen Nervenfasern. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXV. 1910.

Nach einer umfassenden Besprechung der Literatur, geht Verf. auf die eignen, am Bauchmark von *Carcinus maenas* gemachten Beobachtungen ein. Unter dem Mikroskop mit Methylenblau gefärbte, marklose Fasern zeigen, bei der allmählichen Färbung beobachtet, nie ein Neuauftreten von Varikositäten. An markhaltigen Fasern dagegen traten postmortal Varikositäten auf. Diese sind von ersteren aber prinzipiell verschieden, denn bei den marklosen Fasern »nehmen an den Bildung der Varikositäten hauptsächlich die Fibrillen und die perifibrilläre Substanz des Achsencylinders teil«, während bei den markhaltigen die erweiterte Markscheide die Verdickung darstellt. Da an Tieren (*Carcinus* und Rochen), die erst den allerverschiedensten Bedingungen unterworfen waren, die Varikositäten der marklosen Fasern sich jeweils in ihrer Zahl glichen, sind sie weder als postmortale noch als pathologische Erscheinungen zu deuten. Sie sind konstant wie alle übrigen peripheren Apparate.

Erhard (München).

Nemiloff, A. Über die Beziehung der sogenannten »Zellen der Schwannschen Scheide« zum Myelin in den Nervenfasern von Säugetieren. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXVI. 1910.

Verf. kommt an den peripheren markhaltigen Fasern von Säugetieren zu den wesentlich gleichen Ergebnissen, wie früher an denen der Ganoiden und Knochenfische (Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXXII, 1908). Die sogenannten Zellen der Schwannschen Scheide liegen dem Neurilemm von innen an, haben keine Verbindung mit der Schwannschen Scheide und sollten deshalb Markscheidenzellen oder Markzellen heißen. Auch mit dem Achsencylinder stehen diese schwammig verästelten Zellen in keiner Verbindung. Während nach Ranvier das Myelin allseitig vom Neurilemm getrennt ist, ist diese Scheidung nach Nemiloff nur an den Stellen der Fall, an denen die Fortsätze der Markzellen verlaufen; an den andern Stellen liegt es demselben an. Neurokeratinnetz und Markzellenfortsätze sind identisch. Vor den Ranvierschen Einschnürungen (oder eigentlich an ihnen) hören die Fortsätze auf. Die Kontinuität wird hier lediglich durch den Achsencylinder und die Schwannsche Scheide, bzw. den Zwischenring, aufrecht erhalten.

Erhard (München).

Legendre, R. et Minot, H. Essais de conservation hors de l'organisme des cellules nerveuses des ganglions spinaux. In: Compt. rend. Soc. de Biol. T. LXVIII. 1910.

Spinalganglien im gereinigten, sauerstoffhaltigen Blut des Eigentiers bei Körperwärme aufgehoben, zeigen 8 Stunden lang keinerlei morphologische Veränderungen. Ähnlich lassen sie sich lange Zeit ohne Formveränderungen aufbewahren, wenn diese Lösung zu 3 Teilen Blut, 1 Teil dest. Wasser genommen wird. Bei steigender Hypotonie der Lösung beschleunigt sich die Gestaltsveränderung, welche in Deformation der Zelle, Vacuolisation und Abnahme der Färbbarkeit der chromatischen Elemente besteht.

Erhard (München).

Berenberg-Gossler, H. v. Beiträge zur Naturgeschichte der Malariaplasmodien. In: Archiv f. Protistenk. Bd. XVI. S. 244—280. Taf. XVI—XVIII. 1909.

Verf. untersuchte zwei den menschlichen Malariaparasiten ziemlich ähnliche Plasmodienarten aus Affen, und zwar *Plasm. brasilianum* Gonder und v. Gossler aus dem Onakari, und *Pl. Kochi* (Lav.) aus Mangabes und Meerkatzen. *Pl. Kochi* scheint meist, *Pl. brasilianum* immer dem Erythrocyten nur aufzuliegen, ohne in ihn einzudringen. Das Pigment unterscheidet sich von dem der menschlichen Malariaparasiten durch das Fehlen der Doppelbrechung. Bei *Pl. Kochi* lassen sich zwei Typen von Merozoiten unterscheiden. Die erste ist charakterisiert durch ein kleines rundes Karyosom, von dem sich meist kurz vor dem Freiwerden des Merozoiten ein kleines Korn durch eine Art Kernknospung loslöst, eine Partie äußeren Chromatins mitnimmt und so, durch heteropole Teilung, einen zweiten kleineren Kern, ein Analogon des Blepharoplastkerns der Trypanosomen, ergibt. Häufig sind beide Kerne noch durch einen achromatischen Faden miteinander verbunden. Vor der ersten Vermehrungsteilung des Hauptkerns bei dieser Gruppe, die die Schizonten darstellt, rückt der kleinere Kern in den großen hinein. Die Kernteilung bei der Schizogonie wird durch eine Durchschnürung des Karyosoms eingeleitet, dessen auseinanderrückende Hälften den Kern »zerstemmen«. Die achromatische Substanz zwischen den Tochterkaryosomen ordnet sich streifig an. Tochterplattenbildung wurde nicht konstatiert. Allerdings arbeitete Verf., worauf er bei dieser Gelegenheit selbst hinweist, nur mit Trockenpräparaten. Das Karyosom erleidet auch hier cyklische Veränderungen, schwankt erheblich in seiner Größe und spaltet zeitweise aus Plastin und Chromatin bestehende Teilchen ab. Verf. deutet das Karyosom mit Hartmann und Prowazek als selbständigen, in den Hauptkern eingeschachtelten Kern.

Die Merozoiten des zweiten Typus sind durch ein großes, hufeisenförmiges Karyosom charakterisiert; sie bilden nur selten einen Blepharoplastkern. Dies sind die Gametocyten. Bei den Makrogametocyten bleibt Kern und Karyosom verhältnismäßig klein; letzteres wird kugelig und kompakt. Chromatinteile werden ins Plasma ausgestoßen und hier gelöst. Bei den Mikrogametocyten werden Kern und Karyosom sehr groß und undeutlich begrenzt; gelegentlich kommt es zu Chromidienbildung.

Eine dritte Möglichkeit für diese Formen ist die Rückbildung zu indifferenten Individuen, Schizonten, unter Abstoßung einer Kernhälfte ins Plasma, wo sie degeneriert. Mikrogametenbildung, Reifung der Makrogameten und Befruchtung wurden in Vitro beobachtet (über den Überträger ist nichts Genaues bekannt).

Die Mikrogameten sind trypanosomenartig, zweikernig; vom Blepharoplast geht ein Randfaden aus. Abortive Mikrogametenbildung, bei der diese kernlos, aber beweglich sind, kommt vor. Reifungsvorgänge bei den Makrogametocyten bestehen in Abschnürung eines Karyosomteils, der sich mit Außenchromatin umgibt und ins Plasma auswandert.

Bei *Pl. brasilianum* sind die Kernverhältnisse ähnlich wie bei *Pl. Kochi*; auch hier ist bei jungen Merozoiten ein deutlicher, durch einen Faden mit dem Hauptkern verbundener Blepharoplastkern vorhanden, der vor der Teilung des Schizonten in den Hauptkern hineinrückt, öfters aber sich vorher in zwei, gleichfalls durch einen Faden verbundene Teile teilt. Wie Hartmann erblickt auch Verf. (wohl mit Recht. Ref.) in dem Vorhandensein dieses blepharoplastartigen Gebildes einen Hinweis auf die Verwandtschaft zwischen Hämosporidien und Hämoflagellaten. Auch bei menschlichen Plasmodien kommt eine derartige Doppelkernigkeit, wenn auch weit seltener, vor. Bei der Schizogonie sind die feineren Kernteilungsverhältnisse weit weniger deutlich als bei *Pl .Kochi*. Die Gametenbildung geht ähnlich wie bei der vorigen Art vor sich.

E. Neresheimer (Wien).

Stempell, W. Über *Nosema bombycis* Nägeli, nebst Bemerkungen über Mikrophotographie mit gewöhnlichem und ultraviolettem Licht. In: Arch. f. Prot. Bd. XVI. S. 281—358. Taf. XIX—XXV. 1 Textfigur. 1909.

Die rein cytologische Ausbeute dieser in mehrfacher Hinsicht sehr interessanten Arbeit über den Erreger der berüchtigten Pébrinekrankheit der Seidenraupe ist verhältnismäßig bescheiden, was durch die außerordentliche Kleinheit des Objekts leicht zu erklären ist. Der Zeugungskreis des Mikrosporids ist kurz folgender: die Infektion erfolgt durch Aufnahme der mit dem Kote ausgeschiedenen Sporen in den Darm, wo der Amöboidkeim als »Planont« auskriecht. (Der bedauerliche Mangel an Einheitlichkeit in der Nomenklatur der Protozoenentwicklungsstadien macht sich hier wieder recht bemerkbar. Ref.) Die passiv, wahrscheinlich auch bis zu einem gewissen Grade amöboid beweglichen Planonten gelangen in den Blutstrom und so in alle Organe; sie vermehren sich durch Zweiteilung. Von ihrem Übergang zum intracellulären Parasitismus an stellen sie die unbeweglichen »Meronten« dar, die sich durch Zweiteilung, Knospung oder multiple Teilung vermehren, den Protoplasmainhalt der Wirtszelle durch ausgeschiedene Fermente verflüssigen und resorbieren, worauf sich jeder Meront in eine Spore umwandelt.

Die 0,5—2,5 μ großen, meist kugeligen Planonten zeigen einen bläschenförmigen Kern mit körnchenförmigem Karyosom. Die Meronten sind 3—5 μ groß, besitzen eine pelliculaartige Außenschicht und einen Kern, der im Ruhestadium ziemlich groß, diffus gefärbt, mit einzelnen größeren distinkten Chromatinbröckchen, ohne scharfe Kontur, ist. Vor der Teilung konzentriert sich das Chromatin in einen von einer Kernsaftzone umgebenen kugeligen Klumpen, der sich, wie die umgebende Kernblase, hantelförmig einschnürt; also ganz amitotische Teilung. Die Teilung des Zellkörpers kann verschiedenartig ausfallen, je nach den gegebenen Raumverhältnissen: vielfach verlängern sich die Sprößlinge in der Teilungsrichtung, und es können durch rasch fortgesetzte Zweiteilungen ganze rosenkranzförmige Ketten entstehen; in andern Fällen sind beide Sprößlinge kugelig, wieder in andern Fällen wird die kugelige Mutterzelle, ohne ihre Form zu verändern, wie ein sich total furchendes Ei zerschnitten — durch verfrühte

Kernteilungen, bzw. zu spät eintretende (oder nicht deutlich zu bemerkende? Ref.) »Furchung« entstehen die Bilder von multipler Teilung. Die »Knospung« wird nicht weiter erörtert; Verf. scheint darunter eine inäquale Zweiteilung zu verstehen. Das vegetative Leben des Meronten wird beschlossen durch Ausbildung der zunächst dünnen Sporenhülle. Innerhalb der Hülle entsteht zunächst an einem Ende des Körpers eine große Vacuole, später verbreitet sie sich bis ans andre Ende, während der Plasmakörper einen ringförmigen Gürtel nahe der Mitte der Längsachse bildet. Der Kern teilt sich heteropol. Das kleinere Teilstück teilt sich nochmals, das größere bringt nochmals durch heteropole Teilung einen kleinen Kern hervor. Diese drei kleinen Kerne dürften die zwei Schalenkerne und den Polkapselkern darstellen; sie wandern an die entsprechenden Stellen, der größere, dem Amöboidkeim verbliebene Kern teilt sich nochmals. Alle Teilungen sind amitotisch. Die Einzelheiten der Ausbildung der Polkapsel mit dem spiralig aufgewundenen Faden sind nicht mehr zu erkennen — auf die interessanten Ausführungen des Autors über mikrophotographische Methoden der Untersuchung und über die Dimensionen der einzelnen Bestandteile der Spore kann hier nicht eingegangen werden. Im Vorderdarm eines neuen Wirtstieres wird der Faden erst ausgeschnellt — wohl durch Quellung des übrigen Sporeninhalts herausgestülpt — und dann völlig abgeworfen, wodurch die Austrittsöffnung für den Amöboidkeim entsteht. Der Amöboidkeim ist kurz vor dem Ausschlüpfen vierkernig geworden; zwei dieser Kerne sind offenbar Reduktionskerne und gehen zugrunde; die beiden andern stellen die Geschlechtskerne dar und verschmelzen jedenfalls; der einzige Kern des jungen Planonten ist das aus dieser Autokopulation hervorgegangene Synkaryon.

Zum Schluß versucht Verf. eine neue systematische Einteilung der Mikrosporidien, wobei die Familien auf Grund der Beschaffenheit der Meronten, die Gattung nach der Zahl der Sporonten und der aus diesen hervorgehenden Sporen unterschieden werden.

E. Neresheimer (Wien).

Prowazek, S. v. Zur Entwicklung von Spirochäte »*Gallinarum*«. In: Memorias do Instituto Oswaldo Cruz. Rio de Janeiro. Bd. I. S. 79—80. 7 Textfig. 1909.

Die Spirochäte macht eine Entwicklung im Zecken *Argas miniatus* Koch durch, der also nicht nur passiver Überträger ist. Man findet sie kurz nach der Infektion im Lakunom, teils an oder in Leucocyten, später auch in der Speicheldrüse. Neben Zweiteilung kommt auch multiple Längsteilung vor.

E. Neresheimer (Wien).

Prowazek, S. v. Formdimorphismus bei ciliaten Infusorien. Ebd. S. 105—108. Taf. VI. 1909.

Verf. studierte den von Maupas entdeckten Formdimorphismus von *Leucophrys patula* Ehrbg. näher. Eine große, lebhaft bewegliche Form, die andre Infusorien verschlingt, besitzt den typischen Kleinkern der Infusorien sowie einen chromatinreichen Makronucleus, der zuweilen ein Karyosom enthält. Dieses unterliegt, wie die Karyosome andrer Protozoenkerne, cyklischen Prozessen und verschwindet oft ganz. Es ist wie jene als selbständiger Kern und als phylogenetisch dem Centrosom der Metazoenzelle entsprechend zu deuten. Die Infusorienzelle wäre daher »auf gewissen Stadien vierkernig, sobald in beiden Kernen Karyosome auftreten«. (Was aber meines Wissens

noch nie beobachtet wurde. Ref.) Bei der Teilung des Macronucleus wird ein Chromatinballen, der teilweise dem Karyosom entstammt, aus dem Kern eliminiert und geht im Plasma einer der Tochterzellen zugrunde; ein Vorgang, den Prowazek als »Diminution des Chromatins« bezeichnet (ohne sich darüber auszusprechen, ob er ihn mit der bekannten Chromatindiminution bei *Ascaris* irgendwie in Vergleich setzen will). Diesem »Diminutionskörper« ist der Spindelrestkörper Flemmings oder der Zwischenkörper der Centralspindel, sowie die Zwischenkörper der Spermatocyten von *Helix* zu vergleichen. Die kleinere Leucophrysform, die sich durch Zustrudeln von vorwiegend bakterieller Nahrung behilft, ist *Glaucoma* ähnlich. Häufig fehlt der Micronucleus; er scheint in den Großkern einzudringen. Maupas faßte die kleineren Formen als Sexualtiere auf. Prowazek konnte durch Chininzusatz aus ihnen die größeren *Leucophrys* züchten; Konjugation beobachtete er nicht und hält daher die Sexualität nicht für den Grund des Dimorphismus. Vielmehr nimmt er mit Enriques an, daß die Protozoen stets sexuell differenziert sind, ohne daß dies bei den Ciliaten gewöhnlich morphologisch zum Ausdruck käme. Er schreibt allen Protozoen einen primären Generationswechsel zu. Bei Ciliaten spalten sich die morphologisch gleichartigen Formen in zwei physiologisch differente Reihen, die osmotisch wirksamen Substanzen oder Alkaloiden gegenüber verschieden resistent sind. Für einen sogar morphologisch nachweisbaren Generationswechsel sprechen *Trachelocerca* (Lebedew) und *Loxodes* (Joseph).

E. Neresheimer (Wien).

Chagas, C. Über eine neue Trypanosomiasis des Menschen. Ebd. S. 159 bis 218. Taf. IX—XIII. 10 Textfig. 1909.

Es handelt sich um den Erreger einer klinisch wohlcharakterisierten Krankheit des Menschen in gewissen Teilen Brasiliens, die durch den Stich der Schreitwanzenart *Conorhinus megistus* Burm. übertragen wird. Der Entwicklungscyklus des Parasiten, *Schizotrypanum cruzi* Chagas, ist kurz folgender: Die jüngsten Stadien im Blute des Menschen (und der vom Verf. infizierten Versuchstiere, wie Seidenäffchen, Meerschweinchen u. a.) sind endoglobulär, später erscheinen sie als typische Trypanosomenformen im Blutplasma, um in den Lungencapillaren eine Schizogonie durchzumachen. Beim Saugakt in den Darm der Wanze aufgenommen, scheinen sie sich hier meist in eine *Crithidia*-Form umzubilden, die sich hier zwar vermehrt, aber nicht wieder zur Infektion eines Wirbeltiers kommt. Unter besonderen, nicht näher bekannten Umständen jedoch wandert sie, vermutlich nach geschlechtlichen Vorgängen, in die Speicheldrüse der Wanze, um durch den Stich wieder auf den Zwischenwirt, das Wirbeltier, übertragen zu werden.

Die kleinsten, endoglobulären Stadien sind teils schon mit Haupt- und Blepharoplastkern versehen, teils bilden sie den letzteren durch heteropole Teilung aus. Jedoch finden sich auch typische *Trypanosoma*-Formen mit undulierender Membran und Geißel entweder ganz endoglobulär, oder mit dem Vorder- oder Hinterende in das Blutkörperchen versenkt, mit dem Hinterende an den Erythrocyten angeheftet oder schließlich ganz frei. Die Untersuchung nach der (an dieser Stelle bereits referierten) Methode Rosenbuschs erwies wiederum die typische Kernnatur des Blepharoplastkerns, der, wie der Hauptkern, aus Karyosom, (nebst Centriol), Kernsaftzone und Membran besteht, sowie die mitotische Teilung der Kerne. Der Blepharoplast, der meist ganz am Hinterende der Zelle liegt, zeigt oft ein durch eine Centralspindel mit dem Karyosom verbundenes Basalkorn, von dem die Geißel ausgeht, die der ganzen Länge der Zelle entlang

zieht (undul. Membr.) und am spitz ausgezogenen Vorderende frei wird. Ein Dimorphismus zeigt sich schon vom endoglobulären Stadium an: vermutlich weibliche, breite Formen mit kleinem Blepharoplastkern, dessen Karyosom klein und rund ist, und kleinem Hauptkern; — vermutlich männliche, schmale, mit großem, quer zur Körperachse gestelltem Blepharoplastkern, dessen Karyosom eiförmig und sehr groß ist, und mit großem, meist langgestrecktem Hauptkern. — Vielfach sind die beiden Kerne durch eine Centrodesmose verbunden. — Längsteilung scheint im Wirbeltier nicht vorzukommen, die Vermehrung besteht in der — in den Lungencapillaren stattfindenden — Schizogonie. Hierbei legt das Tier Vorder- und Hinterende aneinander, die sich zugekehrten Seiten verschmelzen, es entsteht ein kugelförmiges Gebilde. Dabei kann entweder der Blepharoplastkern sich mit dem Hauptkern vereinigen, dann entstehen durch die folgenden Teilungen innerhalb des wie eine Cyste wirkenden Periplasts acht mit Kern und Blepharoplastkern (die durch eine Fibrille verbunden sind) versehene Merozoiten; oder der Parasit wirft mit der Geißel zugleich den Blepharoplastkern ab; dann entsteht im Merozoiten vor oder nach dem Eindringen in die Erythrocyten der neue größere Blepharoplastkern durch heteropole Teilung. Die ersteren Formen sollen den weiblichen, die zweiten den männlichen Trypanosomenformen entsprechen.

Im Wanzendarm scheint der Blepharoplastkern zeitweise in den Hauptkern einzuwandern, Geißel und Membran gehen verloren, der Organismus rundet sich ab und vermehrt sich durch Zweiteilung. Das Karyosom zeigt cyklische Veränderungen. Hierauf entsteht durch heteropole Teilung ein neuer Blepharoplast, von diesem aus der neue Geißelapparat. Es entstehen die im Darme der Wanzen massenhaft vorhandenen *Crithidia*-Formen, die sich durch Zweiteilung vermehren.

Neben bisher unverständlichen, cystenartigen Formen mit sehr großem Kern (Zygoten?) finden sich jedoch im Darme auch Schizogonieformen in Achtzahl, mit Hauptkern und Blepharoplast, vermutlich aus jenen als Ookineten angesprochenen Formen entstanden. Aus ihnen dürften die zur Neuinfektion des Zwischenwirts geeigneten Formen in der Speicheldrüse entstehen, die auch in zwei Gestalten, als dünne (männliche), mit bandartigem Hauptkern und großem Blepharoplastkern, und als breite (weibliche) mit eiförmigem Hauptkern und kleinem Blepharoplastkern auftreten.

Bei künstlicher Kultur (nach Novy und Mc Neal) finden sich die verschiedenen Phasen der *Crithidia*-Formen aus dem Wanzendarm wieder, nicht aber die der vermutlich geschlechtlichen Entwicklung angehörigen Formen.

Das Flagellat ist außerordentlich interessant als Übergangsglied zwischen den Trypanosomiden, deren Morphologie es genau besitzt, und der bisherigen Gruppe der Hämosporidien, mit denen es den endoglobulären Parasitismus sowie die Schizogonie gemeinsam hat.

Hierzu siehe weiter unten Hartmann und Jollos.

E. Neresheimer (Wien).

Duke, H. L. Some observations on a new Gregarine (*Metamera schubergi* nov. gen. nov. spec.). In: Quart. Journ. of Microsc. Science. Bd. LV. p. 261—286. Taf. XV u. XVI. 1910.

Die Gregarine lebt im Darm von *Glossosiphonia complanata* L. (*Clepsine sexoculata*); sie gehört zur Familie der Dactylophoridae (Léger.). Der Deutomerit ist öfters, aber nicht regelmäßig, durch Scheidewände in mehrere Abteilungen gekammert, ähnlich wie bei *Taeniocystis mira* Léger. Bei der Bildung der Isogameten in der Cyste wird

zunächst aus dem Kern Chromatin ins Plasma ausgestoßen, während das Karyosom gleichfalls eine wechselnde Anzahl chromatischer Klumpen ausstößt. Gleichfalls aus dem Karyosom stammt die »achromatische Masse«, aus der die erste Teilungsspindel mit ihren Centrosomen entsteht. Die Fäden der Spindel sind anfangs stark färbbar, auf ihnen ist das Chromatin zunächst in feinster Form verteilt; später zieht es sich, in Form wenig distinkter Chromosome, an den Spindelpolen zusammen, um hier, vermehrt durch Chromatinteile, die aus den Fragmenten des Karyosoms aufgenommen werden, bläschenförmige Tochterkerne zu bilden, die in der Spindel neben den Centriolen liegen. Die fertigen Tochterkerne sind stets schon mit je zwei Centrosomen versehen. Das Karyosom enthält nach den Beobachtungen des Verf. sowohl vegetatives Chromatin, das nach der Spindelbildung im Plasma zugrunde geht, als auch generatives Chromatin, das zum Aufbau der Chromosome dient.

E. Neresheimer (Wien).

Hartmann, M. Über eine neue Darmamöbe, *Entamoeba testudinis* n. sp. In: Memorias do Instituto Oswaldo Cruz. Bd. II. S. 3—10. Taf. I. 1910.

Die verhältnismäßig große Amöbe aus dem Darme von *Testudo graeca* bewegt sich nach dem Typus der *Limax*-Gruppe. Verf. beschreibt eingehender die cyklischen Veränderungen am Karyosom. Das Ausgangsstadium ist ein bläschenförmiger Kern mit einer peripheren Zone von Chromatinkörnern, hierauf eine klare Schicht, innen das Karyosom mit Centriol. Das Karyosom wächst unter Vacuolisierung immer mehr an, gewinnt eine großwabige Struktur mit in die Wabenwände eingelagerten Chromatinkörnchen, und füllt schließlich den ganzen Kern aus; die peripheren Chromatinteile, die zeitweise zu größeren Klumpen zusammengeballt sind, werden vermutlich in gelöstem Zustande an das Zellplasma abgegeben. Um das Centriol konsolidiert sich inzwischen ein neues kleines Karyosom, das sich mit einem hellen (Flüssigkeits-) Hof umgibt und den Prozeß von Neuem beginnt.

E. Neresheimer (Wien).

Beaurepaire Aragão, H. de. Untersuchungen über *Polytomella agilis* n. g. n. sp. Ebd. S. 42—57. Taf. III. 1910.

Das der Gattung *Polytoma* ähnliche, aber viergeißlige Süßwasserflagellat zeigt sehr interessante Kernverhältnisse. Das Karyosom enthält ein Centriol; der Außenkern zeigt an der Peripherie eine Anzahl regelmäßig angeordneter Chromatinkörnchen. Bei der Vorbereitung zur Kernteilung entstehen aus diesen zwölf stäbchenförmige Chromosome; kurz darauf zerfällt das Karyosom gleichfalls in eine unbestimmte Anzahl von Chromosomen. Die letzteren ordnen sich in eine zur zukünftigen Spindelachse parallele Reihe, die aus dem Außenchromatin entstehenden Chromosome bilden eine darauf senkrecht stehende Äquatorialplatte. Hierauf erfolgt die Bildung der achromatischen Spindel. Die Reihe der Karyosomchromosome reißt in der Mitte durch und bildet nun an den Polen der sich verlängernden Spindel Polkegel, an deren Innenseite die durch eine Centrodesmose verbundenen Centriole deutlich werden. Die aus der Äquatorialplatte entstehenden Tochterplatten wandern gleichfalls als kleine kegelförmige Gruppen gegen die Pole zu, um nach der definitiven Trennung der Tochterkerne wieder das sich abrundende kompakte Karyosom als kleine Stäbchen regelmäßig

zu umgeben. Bei der Kopulation findet eine (wie es scheint einmalige) heteropole Reduktionsteilung statt, worauf die reduzierten Kerne verschmelzen und die Zygote sich encystiert. Auch eine nicht mit geschlechtlichen Vorgängen zusammenhängende Encystierung der einzelnen Individuen wurde beobachtet.

E. Neresheimer (Wien).

Hartmann, M. und Chagas, C. Flagellaten-Studien. Ebd. S. 64—124. Taf. IV—IX. 15 Textfig. 1910.

Die beiden Autoren untersuchten einige Süßwasserflagellaten aus Manguinhos. *Cercomonas parva* n. sp. ist amöboid, unterscheidet sich aber von den Mastigamöben durch einen Achsenstab, ein festes elastisches Gebilde, das dem flüssigen Plasma seine monaxone Gestalt verleiht. Es ist also ein formgebendes Element im Sinne Kaltzoffs. Genetisch ist der Achsenstab die von der vorausgegangenen Kernteilung erhalten gebliebene Centrodesmose, er geht vom Karyosom aus und zieht nach hinten bis ans Ende des langen Schwanzfortsatzes der Zelle. Die Geißel entspringt am Vorderende von einem Basalkorn, das mit dem Karyosom durch einen Faden verbunden ist: das Basalkorn ist ein durch heteropole Teilung aus dem Karyosom hervorgegangenes Centriol, die Fibrille die Centrodesmose. Die Geißel selbst ist als die Centrodesmose einer weiteren heteropolen Teilung dieses Basalkornes aufzufassen. Der Kern ist einfach bläschenförmig, das Karyosom enthält das gesamte Chromatin und Plastin und ein Centriol. Die Kernteilung spielt sich ganz am Karyosom ab, sie erscheint als Amitose, erweist sich aber durch das Auftreten des vorher geteilten Centriols als rasch verlaufende Mitose. Der Geißelapparat verschwindet vor der Teilung und muß nach derselben vom Karyosom aus neu gebildet werden.

Spongomonas uvella Stein und *Sp.* (Rhipidodendron) *splendida* Stein scheinen identisch zu sein und sich nur durch die Form der Gallerthülle und die dadurch beeinflußte Gestalt der Zelle zu unterscheiden. Die beiden Geißeln entspringen am Vorderende von einem Diplosom, das meist vom Kern völlig gesondert ist. In diesem Falle ist der kurz nach der Neubildung noch sichtbare Rhizoplast, der es mit dem Karyosom verbindet, nachträglich eingeschmolzen. Der Kern ist der typische bläschenförmige Flagellatenkern mit großem Karyosom (das ein Centriol enthält); im Außenkern treten zeitweise Chromatinteile und Lininwände als Ausdruck der bekannten cyklischen Veränderungen auf. Die Kernteilung beginnt mit der Teilung des Centriols, das Karysom sondert sich in eine mehr achromatische Partie und Chromatinbrocken, aus denen sich die ringförmige Äquatorialplatte bildet; der Plastinteil wird um die Centrodesmose der Centriole herum zur Spindel. Die Äquatorialplatte ragt weit über die Spindel hinaus, sie besteht aus zahlreichen Chromosomen. Die Centriole teilen sich währenddessen meist schon wieder. Die Verlängerung der Spindel erfolgt durch Wachstum des zwischen den Tochterplatten gelegenen Spindelteils. Bei der Rekonstruktion der Tochterkerne bildet sich um die Tochterplatten, die die oft noch längere Zeit durch eine Centrodesmose verbundenen Centriole enthalten, eine neue Kernsaftzone und Membran.

Die Bildung der neuen Geißelapparate erfolgt meist erst jetzt durch heteropole Teilung der Centriole, selten schon im Stadium der Spindel, die dann ihre Pole der Zelloberfläche anlegt.

Cyathomonas truncata Fres. ist ausgezeichnet durch einen tiefen Schlund, der von einem Ring aus stark färbbaren Körnern und einer ventralen Platte derselben Substanz

umgeben ist. Die Verff. halten diese Substanz für etwas Chromidien- oder Mitochondrien-ähnliches. Das Diplosom des Geißeln liegt stets am Vorderende; der Rhizoplast, der es mit dem Karyosom verbindet, bleibt meist erhalten.

In der Kernsaftzone sind stets Chromatinkörner vorhanden; ihre Entstehung durch cyklische Abschnürungen vom Karyosom ist besonders schön zu beobachten. Die Mitose findet auch hier wieder nur am Karyosom statt. Dieses streckt sich mit dem Außenkern in die Länge; der periphere, chromatinfreie Teil des Karyosoms liefert die achromatische Spindel, an deren Polen jetzt die Centriole erscheinen, ein kugeliger centraler Karyosomteil, der das gesamte Chromatin enthält, wird zur Äquatorialplatte. Die Geißeln bleiben meist erhalten und werden von einem Tochtertier übernommen. Das neue Diplosom entsteht schon während der Ana- und Telophasen aus dem alten; von ihm aus bildet sich dann durch Teilung ein Rhizoplast, der in das Karyosom hineinwächst. (Vgl. die Spermatogenese von *Helix pomatia.*)

Prowazekia cruzi n. g. n. sp. scheint mit dem von Prowazek 1903 beschriebenen eigenartigen »*Bodo* sp.« identisch zu sein. Er beschrieb damals ein »Geißelsäckchen«, das unabhängig vom Kern ist und mit dem Basalkorn der Geißeln zusammenhängt. Dieses Säckchen ist nun in Wirklichkeit ein typischer Blepharoplastkern, *Prowazekia* somit eine typische Binucleatenform, bisher die einzige freilebende. Es ist eine kürzere nach vorn gerichtete und eine längere Schleppgeißel vorhanden; das Diplosom ist durch eine kurze Fibrille mit dem Karyosom des Geißelkerns verbunden. Der Hauptkern ist bläschenförmig, mit großem Karyosom und wenig Chromatin in der Kernsaftzone. Bei der Teilung, die im übrigen wie bei den schon geschilderten Formen verläuft, treten zwei große kugelige Chromatinmassen, Sammelchromosome auf, die auf einen gonomeren Zustand hinzuweisen scheinen. Auch in den Tochterplatten sind noch die beiden (väterlicher und mütterlicher) Chromatinanteile zu unterscheiden. Auch ein abgekürzter, amitotisch erscheinender Teilungsmodus kommt vor. Auch der Blepharoplastkern teilt sich, wie bei den Trypanosomen (Rosenbusch) mitotisch. *Chilomonas paramaecium* Ehrbg. besitzt, wie Prowazek angab, einen Kern mit Karyosom, chromatinhaltiger Kernsaftzone und Membran (gegen Awerinzew 1906); das Karyosom enthält ein Centriol. Das Diplosom ist durch eine Fibrille mit einem meist im Hinterende der Zelle gelegenen Basalkorn verbunden.

Auch *Peranema trichophorum* Ehrbg. besitzt ein Centriol im Karyosom. Die Geißel entspringt am Grunde des Schlundes von einem Basalkorn. Neben diesem liegt ein zweites Basalkorn, von dem eine kurze Geißel ausgeht, die sich nur bis zur Schlundöffnung erstreckt. *Peranema* ist also ein zweigeißeliges Flagellat, dessen eine Geißel zum Teil zurückgebildet ist. Auch bei *Euglena* verhält es sich ähnlich. Die Verfasser nehmen an, daß alle eingeißeligen Euglenoideen reduzierte zweigeißelige Formen sind. Das Staborgan von *Peranema* scheint eine Röhre zu sein und der Schlundröhre von *Entosiphon* zu entsprechen. Kern und Kernteilung verhalten sich wie bei *Euglena.* Nach der Centriolteilung teilt sich das Karyosom hantelförmig, das Chromatin des Außenkerns bildet sechs langgestreckte Chromosome, die sich der Quere nach durchschnüren.

Im allgemeinen Teil wird zunächst darauf hingewiesen, daß sich bei allen untersuchten Flagellaten im Karyosom ein Centriol findet, ebenso nach noch unveröffentlichten Untersuchungen von Jollos bei Dinoflagellaten. Dasselbe scheint für alle Amöben, Thecamöben, Heliozoen, Myxosporidien, Coccidien zu gelten, ebenso auch für einige neue, noch nicht beschriebene Infusorien. Der Begriff des Karyosoms wird nun von dem Vorhandensein eines solchen Centralorgans abhängig gemacht und ist dadurch besser von dem eines Amphinucleolus zu trennen. Wenn sich in einer Proto-

zoenzelle eine Centriol außerhalb des Karyosoms bzw. Kernes findet, so läßt sich stets seine Genese aus dem Karyosom nachweisen.

Die Verfasser versuchen ferner, die Entwicklungsreihe von Kern und Mitose für die Flagellaten zu konstruieren. Alle Kerne sind bläschenförmig; es lassen sich drei Haupttypen unterscheiden:

1. Karyosomkerne; d. h. alles generative Material ist im Karyosom konzentriert, die Mitosefigur baut sich also nur aus Karyosommaterial auf. Variationen dieses Typus: a) Einfaches Karyosom mit Kernsaftzone ohne Kernmembran. Vielfach bei Amöben, »bei Flagellaten scheint sie dagegen nur in dem locomotorischen Kern der Binucleaten vorzuliegen«. [Vgl. dagegen Rosenbusch, Trypanosomenstudien, Arch. f. Prot., Bd. XV, S. 273: »Vom Plasma ist er durch eine öfters deutliche Membran abgegrenzt.« Ref.] Im ruhenden Kern ist hier von »Doppelkernigkeit« nichts zu bemerken, dagegen tritt bei der Mitose eine Bichromatizität zutage, indem stark chromatische Polkappen mit Centriolen als locomotorische Kernkomponente sich von der chromosomenführenden generativen Äquatorialplatte unterscheiden lassen. b) Kernmembran vorhanden, spärliche Chromatinkörner in der Kernsaftzone, die sich als Ausdruck der cyklischen Veränderungen vom Karyosom abgeschnürt haben. (*Cercomonas*, *Oicomonas* u. a.) Kernteilung wenig studiert, echte Mitosefiguren nicht bekannt, jedoch zu vermuten. c) Stärker entwickelter, rein vegetativer Außenkern bei *Cyathomonas*, bei dieser und *Prowazekia* deutliche Polkappen, aber stark rückgebildeter chromatischer Außenkern; letzteres noch ausgesprochener bei andern Binucleaten.

2. Kerne mit einem dauernden, nicht rein trophischen Außenkern, dessen generatives Material bei höheren Formen (*Peranema*) eine Äquatorialplatte mit scharf ausgeprägten Chromosomen liefert. Bei niederen Formen wird das Außenmaterial mehr unregelmäßig verteilt (*Chilomonas*). Dazwischen finden sich viele Abstufungen.

3. Der Kern ist im Ruhezustand wie der des vorigen Typus gebaut: Außenkern mit generativem Chromatinanteil und Karyosom; jedoch wird letzteres bei der Mitose vollkommen aufgelöst. Achromatische Spindel nur mit Centriolen an den Polen; Chromosome vom Chromatin des Karyosoms und des Außenkerns gemeinsam gebildet. Nur bei Phytomonadinen.

Die Typen 2 und 3 sind vom ersten abzuleiten.

Mit Prowazek (1904) unterscheiden die beiden Autoren vier Typen der Geißelinsertion:

1. Die Geißel geht direkt von dem im Karyosom gelegenen Centriol aus; sie entsteht wohl durch heteropole Teilung des Centriols, wobei die Centrodesmose direkt zur Geißel wird. Nur bei Rhizomastiginen. [Vgl. jedoch Goldschmidt, Arch. f. Prot. Suppl. I, 1906, über das »Wurzelfädchen«. Ref.]

2. Die Geißel entspringt von einem Basalkorn, das seinerseits durch einen Rhizoplasten mit dem Centriol des Karyosoms in Verbindung steht. Der Rhizoplast ist die Centrodesmose der ersten, die Geißel die der zweiten heteropolen Teilung. Der Rhizoplast kann eventuell später eingeschmolzen werden. Phytomonadinen, Protomonadinen.

3. Wie 2., doch tritt an Stelle des Hauptkerns der Blepharoplastkern, der seinerseits wieder (Schaudinn 1904) aus dem ersteren durch heteropole Mitose entsteht. Die Centrodesmose dieser ersten Teilung verschwindet später: völlige Unabhängigkeit des locomotorischen Apparats vom Hauptkern. Binucleaten.

4. Wie 3., doch tritt an Stelle des Blepharoplastkerns ein vom Centriol des Hauptkerns stammendes Basalkorn, das sich später von diesem unabhängig macht. *Copromonas major*, Euglenoideen, *Chilomonas*.

Der früher (1907) von Hartmann und Prowazek auf alle Protozoen angewandte Begriff der Doppelkernigkeit wird nun schärfer gefaßt und abhängig gemacht von einer stattgehabten Zweiteilung des Kernes. Jeder Kern muß sein eignes Centriol besitzen. Ein Amphikaryon entspricht also nicht zwei Kernen, sondern besteht eben aus einer locomotorischen und einer generativen Kernkomponente. Eine fortschreitende Differenzierung und Loslösung der beiden Komponenten bereitet den Zustand echter Doppelkernigkeit vor, der bei den Binucleaten eben durch die Teilung des Kernes erreicht wird. Wirklich doppelkernig sind ferner die Helozoen und *Paramoeba*, sowie eventuell alle Metazoenzellen, deren beide Kerne dann die extremste Differenzierung aufwiesen (Kern und Centrosom). Die übrigen Flagellatenzellen sind nicht doppelkernig, wohl aber bi-, tri-, tetra-energid, je nach der Zahl der zur Geißel- und Fibrillenbildung stattgehabten Centriolteilungen. Die einzelnen Energiden sind hier ungleichwertig.

Zum Schluß wird versucht, auf Grund der erörterten Differenzen in Kernbau und Geißelinsertion ein natürliches System der Flagellaten aufzustellen.

E. Neresheimer (Wien).

Martin, C. H. Observations on *Trypanoplasma congeri*. Part I: The Division of the active form. In: Quarterly journ. of micr. science. Vol. LV. p. 485—496. Taf. XXI. 1 Textfig. 1910.

Die neue Form stammt aus dem Magen von *Conger niger*. Da sich bei einzelnen Exemplaren nach langem Fasten der Parasit in ungeheuren Mengen zeigte, ergab sich — zum erstenmal bei einem Trypanoplasma — Gelegenheit, reichliche Teilungsstadien zu untersuchen. Jedoch weichen die Angaben von denen der früheren Autoren größtenteils so stark ab, daß eine Klärung strittiger Fragen noch keineswegs erreicht ist. Die beiden Geißeln entspringen von einem offenbar einheitlichen Diplosom, das sich bei der Zellteilung zunächst teilt, worauf die Geißeln und die undulierende Membran sich spalten, so daß jede Tochterzelle einen vollständigen Geißelapparat miterhält. Weder Einschmelzung noch Neubildung von Geißeln kommt vor. — Im Gegensatz dazu erklärt Keysselitz (1906) für *T. borelli* und Friedrich (1909) für *T. helicis*, daß ein Exemplar den Geißelapparat übernehme, das andre einen neuen ausbilde. — Im Hauptkern finden sich neben dem Karyosom einige Chromatinklümpchen, die aber nicht als die bekannten acht Chromosome (Schaudinn, Léger, Keysselitz) anzusprechen sind. Beim Blepharoplasten ist trotz feuchter Behandlung und EH-Färbung kein Außenkern zum Vorschein gekommen. Bei der Teilung gehen alle Chromatinteile des Außenkerns ins Karyosom über. Der Kern wird spindelförmig, das Karyosom teilt sich, seine Teilstücke hängen noch lange Zeit durch eine Centrodesmose zusammen; Chromosome oder sonstige Anzeichen eines komplizierten Kernteilungsmodus fehlen. Der Blepharoplast wächst stark in die Länge und teilt sich einfach der Quere nach.

Die Angaben der verschiedenen Autoren erfordern dringend eine neue genaue Bearbeitung dieser Verhältnisse bei allen Trypanoplasmaarten. **E. Neresheimer** (Wien).

Prowazek, S. v. Die Chlamydozoen als intracelluläre, »symbiotische« Krankheitserreger. In: Ergebnisse der wissenschaftl. Medizin. Jahrg. I. S. 135—145. 1910.

Chlamydozoen sind bisher beschrieben worden aus den Pocken, dem Trachom, Lyssa, Blennorrhoea neonatorum non gonorrhoica, dem Epitheliom der Hühner und Tauben, Molluscum contagiosum.

Sie sind die kleinsten bis jetzt bekannten Lebewesen; Verf. glaubt, daß die Organisation überhaupt mit der Grenze des Sichtbaren zusammenfällt, so daß die Granula der Zelle, Mitochondrien, Chondrien, Bindegewebs- und Muskelchondrien die kleinsten und letzten Organisationsträger überhaupt darstellen. Das Virus passiert die gebräuchlichen feinsten Filter, wird aber zurückgehalten durch mit Colloidschichten überzogene Filter. Im Rückstand finden sich dann zahlreiche, etwa $^1/_4\,\mu$ große, runde Körperchen. Sie vermehren sich durch Zweiteilung, und zwar im Gegensatz zu der Spaltung der Kokken (Kaffeebohnenform, bedingt durch eine derbere Membran) hantelförmig: sie sind vermutlich von einer rigiden, nicht scharf abgesetzten »Niederschlagsmembran« (Lipoide?) umgeben. Die frühesten Entwicklungsstadien (Initialkörper) sind erheblich größer und von einem Mantel von Plastin der — stets ectodormalen — Wirtszelle umgeben. Sie besitzen keine darstellbaren Locomotionsorgane. Im Gegensatz zu den bakteriellen Mikroorganismen machen sie, wie die Protozoen, in den Zellen des Wirtsorganismus eine Entwicklung durch. Bereits die Initialkörperchen treten in eine innige Beziehung zu — aus Plastin bestehenden — Reaktionsprodukten der Kernsubstanzen der Wirtszelle; ihre Weiterentwicklung scheint nur mit Hilfe und auf Kosten dieser von der Wirtszelle im Sinne einer Abwehrreaktion auftretenden Substanzen möglich zu sein. Das Reaktionsprodukt vergrößert sich, eventuell auch unter Hinzutritt chromatischer Substanz, und bildet so mit den Initialkörperchen zusammen die typischen Zelleinschlüsse, wie Guarnierische Körperchen, Negrische Körperchen usw. In diesen Einschlüssen vermehren sich die Initialkörperchen, treten ins Plasma über und bilden hier die kleinsten Elementarkörperchen.

Da sie zunächst die Wirtszellen nicht direkt schädigen, sondern zu neoplastischen Bildungen veranlassen, Proliferationsprozesse hervorrufen, spricht Prowazek hier von »einer Art von Symbiose«. Weiter heißt es aber: »sie werden erst verderblich infolge des chronischen Krankheitsverlaufs und der sich anschließenden Neoplasien«. Infolgedessen erscheint mir (Ref.) der Ausdruck »Symbiose« hier ebensowenig angebracht wie etwa für einen hypothetischen Erreger maligner Neubildungen, z. B. Carcinom, der auch »nur« den Anstoß zu neoplastischen Bildungen gäbe, ohne doch den harmlosen Namen eines Symbionten zu verdienen. Das Virus kreist nach intravenöser Injektion nur ganz kurze Zeit mit dem Blutstrom; es wird sehr rasch in den respektiven ectodermalen Organen, Haut, Conjunctiva (Trachom) Nervensystem (Lyssa) deponiert. Auch die Immunität ist eine rein histogene.

E. Neresheimer (Wien).

Halberstaedter, L. und Prowazek, S. v. Über Chlamydozoenbefunde bei Blennorrhoea neonatorum non gonorrhoica. In: Berliner klin. Wochenschr. 1909. Nr. 41.

Prowazek, S. v. und Yamamoto, J. Experimentelle und morphologische Studien über das Vakzinevirus. In: Münch. mediz. Wochenschr. 1909. Nr. 51. 10 Textfig.

Die erstgenannte Arbeit enthält Angaben über den Nachweis der Chlamydozoen in nicht gonorrhöischen Fällen, die zweite neben morphologischen, in der oben ausführlich referierten Arbeit wiedergegebenen Angaben hauptsächlich Studien über das Kreisen des Virus im Körper und über die Art der Immunität.

E. Neresheimer (Wien).

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



SECHSTER BAND

ERSTES HEFT

MIT 10 TEXTFIGUREN UND 6 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 20. DEZEMBER 1910

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1910

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Professor Dr. **R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut, **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar ℳ 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt.

Den Herren Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Inhalt des 1. Heftes.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



SECHSTER BAND
ZWEITES HEFT
MIT 1 TEXTFIGUR UND 11 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 21. FEBRUAR 1911

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1911

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Professor Dr. **R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut, **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar ℳ 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt.

Den Herren Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Inhalt des 2. Heftes.

Referate:

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



SECHSTER BAND
DRITTES HEFT
MIT 7 TEXTFIGUREN UND 9 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 9. MAI 1911

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1911

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Professor Dr. **R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut. **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar M 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt.

Den Herren Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Inhalt des 3. Heftes.

Referate:

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



SECHSTER BAND

VIERTES HEFT

MIT 35 TEXTFIGUREN UND 10 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 4. JULI 1911

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1911

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Professor Dr. **R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut, **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar ℳ 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt. Dissertationen sind von der Honorierung ausgeschlossen.

Den Herren Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

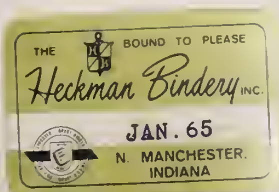
Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Inhalt des 4. Heftes.

Referate:

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


THE
BOUND TO PLEASE
Heckman Bindery INC.
JAN. 65
N. MANCHESTER,
INDIANA

